



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS**

**ISAMARA DOS REIS SILVA**

**CONSERVAÇÃO DA DIVERSIDADE DE PLANTAS TOLERANTES À SOMBRA  
EM MOSAICOS AGRÍCOLAS DA AMAZÔNIA ORIENTAL**

**BELÉM  
2021**

**ISAMARA DOS REIS SILVA**

**CONSERVAÇÃO DA DIVERSIDADE DE PLANTAS TOLERANTES À SOMBRA  
EM MOSAICOS AGRÍCOLAS DA AMAZÔNIA ORIENTAL**

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

**Área de concentração:** Recursos florestais e Engenharia Florestal.

**Orientadora:** Izildinha de Souza Miranda

**BELÉM  
2021**

Dados Internacionais de Catalogação na  
Publicação (CIP) Bibliotecas da Universidade  
Federal Rural da Amazônia  
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

S586c Silva, Isamara dos Reis  
CONSERVAÇÃO DA DIVERSIDADE DE PLANTAS TOLERANTES À SOMBRA EM  
MOSAICOS AGRÍCOLAS DA AMAZÔNIA ORIENTAL / Isamara dos Reis Silva. - 2021.  
66 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) - Programa de PÓS-GRADUAÇÃO em Ciências Florestais  
(PPGCF), Campus Universitário de Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém,  
2021.

Orientador: Profa. Dra. Izildinha de Souza Miranda

1. Diversidade alfa. 2. Diversidade beta. 3. Índice de valor de conservação. 4. Riqueza de  
espécies. 5. Tipos de usos da terra. I. Miranda, Izildinha de Souza, *orient.* II. Título

---

CDD 639.9

**ISAMARA DOS REIS SILVA**

**CONSERVAÇÃO DA DIVERSIDADE DE PLANTAS TOLERANTES À SOMBRA  
EM MOSAICOS AGRÍCOLAS DA AMAZÔNIA ORIENTAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte dos requisitos do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais para obtenção do título de Mestre. Área de concentração: Recursos florestais e Engenharia Florestal. Orientadora: Izildinha de Souza Miranda.

Data da Aprovação: \_\_\_/\_\_\_/\_\_\_

**Banca Examinadora:**

\_\_\_\_\_ Orientadora

**Dra. Izildinha Souza Miranda**  
**Universidade Federal Rural da Amazônia**

\_\_\_\_\_ Membro 1

**Dra. Ima Célia Guimarães Vieira**  
**Museu Paraense Emílio Goeldi**

\_\_\_\_\_ Membro 2

**Dr. Marcelo Tabarelli**  
**Universidade Federal de Pernambuco**

\_\_\_\_\_ Membro 3

**Dr. Gustavo Schwartz**  
**Embrapa**

Dedico aos meus avós Maria Ana e Manoel João (*in memoriam*),  
que me apoiaram nesta jornada até os últimos momentos de suas  
vidas.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, pelo dom da vida e por guiar meus passos;

À Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), pela oportunidade de realizar o curso de mestrado e contribuir para minha formação acadêmica desde a graduação;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos, que tornou possível a realização deste trabalho;

À minha orientadora, Dra. Izildinha Miranda, por todo apoio, dedicação, paciência e por compartilhar seus conhecimentos para a construção desta dissertação;

A todos os envolvidos nos projetos de pesquisa Acará, Amaz, Guamá e Benfica, que foram fundamentais para a realização deste estudo;

À professora Tâmara Lima, por ter me inspirado e incentivado desde a graduação, e por estar sempre disposta a ajudar seus eternos “carbonos”;

Ao Emerson Renato, pela ajuda na confecção do mapa de localização das áreas;

Ao professor Luiz Gonzaga, pela disponibilidade em tirar as dúvidas sobre os projetos, por compartilhar seus conhecimentos e por permitir que acompanhasse suas aulas;

À minha mãe, Antonia Reis, pelo apoio incondicional aos meus sonhos e por ter sido minha maior incentivadora, sem você eu não teria chegado até aqui;

À minha família, em especial meu pai (Eraldo Silva), minhas tias (Dominas e Suzana), meus primos (Mateus, Thiago e Bianca) e meus avós (Maria Ana e Manoel João), por serem desde sempre a minha fortaleza e refúgio nos momentos mais difíceis;

Aos companheiros do Grupo de Pesquisa Biodiversidade da Amazônia (BIOAMA), com os quais compartilhei momentos valiosos de aprendizagem, risadas e um pouco das dificuldades também: Carlos Henrique, Thalyta Daniel e Wilson Filgueira;

Às pessoas especiais que me acompanharam e dividiram comigo momentos de alegrias e frustrações, tornando essa caminhada um pouco mais leve: meu namorado, meus amigos de São Miguel do Guamá e os amigos de Paragominas que me acompanham desde a graduação;

A todos que contribuíram de forma direta ou indireta para a realização deste trabalho, meus sinceros agradecimentos.

“Agradeço todas as dificuldades que encontrei; não fosse por elas, eu não teria saído do lugar. As facilidades nos impedem de caminhar.”

(Chico Xavier)

## RESUMO

Com o aumento do desmatamento associado à necessidade de conciliar conservação e produção de alimentos, os mosaicos agrícolas têm grande importância para a manutenção da diversidade, porém com valores de conservação ainda não reconhecidos. Uma abordagem promissora para entender os padrões de distribuição das espécies nos mosaicos agrícolas é entender os fatores que atuam sobre cada um dos seus componentes: riqueza local de espécies (diversidade alfa), a variação na composição de espécies entre locais (diversidade beta) e a riqueza regional total (diversidade gama), considerar a estratificação da vegetação é também importante, pois os estratos estabelecem nichos diferenciados para as plantas, consequentemente influenciam na independência da diversidade encontrada nos estratos verticais. Nesse sentido, este trabalho teve como objetivo avaliar a resposta de cada componente da diversidade de plantas tolerantes à sombra em mosaicos agrícolas da Amazônia Oriental, considerando três estratos das coberturas vegetais em separado. O estudo foi realizado em seis mosaicos agrícolas, localizados em diferentes regiões do Estado do Pará. O inventário da cobertura vegetal foi realizado dentro de cada mosaico nos principais tipos de usos da terra, nos estratos superior, médio e inferior. Após a identificação e classificação em grupos ecológicos, foram selecionadas apenas as espécies tolerantes à sombra, uma vez que são essas espécies que possuem maior importância nas análises visando a conservação das espécies florestais. A diversidade de cada mosaico e cada estrato foi particionada em diversidade alfa (ou das parcelas), diversidade beta 1 ( $\beta_1$ , dentro dos tipos de usos) e diversidade beta 2 ( $\beta_2$ , entre os tipos de usos), usando o modelo aditivo e a riqueza de espécies como medida de diversidade. Foi realizada uma análise de modelo linear generalizado (GLM) para avaliar a influência dos fatores geográfico, estrato, chuva, número de meses de seca, cobertura florestal e número de tipos de usos. Foram verificados também a contribuição dos tipos de usos para a diversidade alfa e beta total, a contribuição de cada parcela na diversidade gama e o valor de conservação dos tipos de usos. A partição da diversidade mostrou valores observados de alfa e  $\beta_1$  menores que o esperado e valores observados de  $\beta_2$  maiores que o esperado. De forma geral, a avaliação dos componentes de riqueza alfa,  $\beta_1$  e  $\beta_2$  de plantas tolerantes à sombra aqui analisados mostraram padrões claros em alfa e  $\beta_2$ , e que  $\beta_1$  é mais dependente dos tipos de usos encontrados nos mosaicos agrícolas. Entre os fatores testados a riqueza alfa respondeu apenas aos estratos,  $\beta_1$  respondeu aos mosaicos e estratos e  $\beta_2$  respondeu apenas à quantidade de precipitação anual. As contribuições das parcelas e dos tipos de uso diferem entre os componentes da diversidade, e estes entre mosaicos e estratos, consequentemente o valor de conservação também diferem. O valor de conservação das florestas maduras é influenciado pela porcentagem de cobertura florestal dos mosaicos, mas o valor de conservação das florestas secundárias não depende dessa cobertura.

**Palavras-chave:** Diversidade alfa; Diversidade beta; Índice de valor de conservação; Riqueza de espécies; Tipos de usos da terra.

## ABSTRACT

Under the increase of deforestation and the need to meet conservation and food production, agricultural mosaics have great importance for maintaining diversity, but with conservation values still not recognized. A promising approach to understanding species distribution patterns in agricultural mosaics is to understand the factors that work in each of its components: local species richness (alpha diversity), variation in species composition between locations (beta diversity) and total regional richness (gamma diversity). This approach also considers the vegetation stratification, as the strata establish different niches for plant species, consequently influencing the independence of the diversity found in vertical strata. In this sense, this work aimed to evaluate the response of each component of the diversity of shade-tolerant species in agricultural mosaics in Eastern Amazon, considering three strata of the vegetation cover separately. The study was carried out in six agricultural mosaics located in different regions of the State of Pará, Brazil. The vegetation cover inventory was carried out within each mosaic in the main types of land use, in the upper, middle and lower strata. After identification and classification into ecological groups, only shade-tolerant species were selected, since these are the most important species in the analyzes for plant species conservation. The diversity of each mosaic and each stratum was partitioned into alpha diversity (or plots), beta 1 diversity ( $\beta_1$ , within the land use types) and beta 2 diversity ( $\beta_2$ , between the land use types), using the additive model and species richness as a measure of diversity. A generalized linear model (GLM) analysis was performed to assess the influence of geographic factors, stratum, rainfall, number of dry months, forest cover and number of land use types. The contribution of land use types to the alpha and total beta diversity, the contribution of each plot in the gamma diversity and the conservation value of the types of uses were also assessed. The diversity partition showed observed values of alpha and  $\beta_1$  lower than expected and observed values of  $\beta_2$  higher than expected. Overall, the evaluation of alpha,  $\beta_1$  and  $\beta_2$  richness components of shade-tolerant plants analyzed here showed clear patterns in alpha and  $\beta_2$ , and that  $\beta_1$  is more dependent on the land use types found in agricultural mosaics. Among the factors tested, alpha richness responded only to strata,  $\beta_1$  responded to mosaics and strata, and  $\beta_2$  responded only to the amount of annual precipitation. The contributions of plots and land use types differed between components of diversity, and these between mosaics and strata, hence the conservation value also differs. The conservation value of mature forests is influenced by the percentage of forest cover in the mosaics, but the conservation value of secondary forests does not depend on this cover.

Keywords: Alpha diversity; Beta diversity; Conservation Value Index; Species richness; Types of land uses.

## LISTA DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| Figura 1- Diversidade alfa em um mosaico agrícola idealizado com três amostras. A diversidade alfa é a média das diversidades alfa encontrada em cada amostra. ....   | 16 |
| Figura 2 - Diversidade beta em um mosaico agrícola. Setas vermelhas indicam a variação na composição florística dentro de um tipo de cobertura vegetal ( $\beta_1$ ) e setas amarelas indicam a variação na composição florística entre diferentes coberturas ( $\beta_2$ ). ....   | 17 |
| Figura 3- Localização dos seis mosaicos estudados na Amazônia Oriental, Estado do Pará, Brasil.....   | 24 |
| Figura 4 - Diagramas climáticos da estação meteorológica mais próxima dos mosaicos estudados: Guamá (Capitão Poço, A), Acará (Tomé-Açu, B), Benfica (Marabá, C), Maçaranduba (Tucuruí, D), Palmares (Parauapebas, E), Pacajá (Altamira, F). ....  | 26 |
| Figura 5 - Curvas de acumulação de espécies (Mao Tao) por amostra que comparam os seis mosaicos em cada estrato inventariado (inferior, médio e superior). Letras diferentes indicam diferença significativa entre mosaicos considerando os intervalos de confiança a 95%; como cada mosaico apresenta diferentes números de amostras, a comparação ocorreu no final do mosaico com menor número de amostras (44, 23 e 18 amostras nos estratos inferior, médio e superior, respectivamente)..... | 34 |
| Figura 6 - Diversidade total observada ( $\gamma$ ) por mosaico no estrato inferior (A), médio (B) e superior (C) usando o método de partição aditiva. Os valores gama ( $\gamma$ ) são representados pela linha superior de cada barra. As porcentagens de $\alpha$ , $\beta_1$ e $\beta_2$ em relação ao $\gamma$ são fornecidas acima de cada barra. ....  | 35 |
| Figura 7- Valores da diversidade $\alpha$ , $\beta_{1p}$ , $\beta_{2p}$ observadas na partição aditiva das plantas tolerantes à sombra encontradas nos três estratos (inferior, médio e superior) dos seis mosaicos estudados na Amazônia Oriental. ....  | 37 |
| Figura 8 – Correlação entre os valores de pluviosidade anual e a diversidade $\beta_{2p}$ . ....  | 37 |
| Figura 9 – Valores da contribuição absoluta (%) dos tipos de uso para a diversidade Alfa ( $\alpha$ ), nos estratos Inferior, Médio e Superior. ....  | 39 |
| Figura 10 – Valores da contribuição absoluta (%) dos tipos de uso para a diversidade Beta total ( $\beta_t$ ), nos estratos Inferior, Médio e Superior. ....  | 39 |
| Figura 11 – Contribuição relativa das parcelas para a diversidade gama dos mosaicos, nos estratos inferior (A), médio (B) e superior (C). ....  | 40 |
| Figura 12 – Valor de conservação da diversidade dos diferentes tipos de usos da terra, nos seis mosaicos (Acará, Guamá, Benfica, Maçaranduba, Palmares e Pacajá) e três estratos da vegetação (Inferior, Médio e Superior). ....  | 41 |
| Figura 13 – Correlação entre os valores de conservação das florestas maduras (a) e secundárias (b) e a cobertura florestal (%). ....  | 42 |

## LISTA DE TABELAS

|  |    |
|--|----|
| Tabela 1 - Características dos mosaicos agrícolas estudados: Mesorregião do estado do Pará; tipos de solos; tipo climático de Köppen; T° = temperatura média anual; Chuva = pluviosidade média anual; Número de meses com déficit hídrico; e porcentagem da cobertura florestal. ...                                   | 25 |
| Tabela 2 - Quantidade de pontos amostrais por tipo de uso da terra em cada mosaico. ....   | 28 |
| Tabela 3 – Abundância e número de espécie (riqueza) por forma de vida inventariados nos seis mosaicos e nos três estratos estudados na Amazônia Oriental, estado do Pará, Brasil. ....   | 33 |
| Tabela 4 – Resultados dos Modelos Lineares Generalizados aplicados sobre a diversidade de plantas tolerantes à sombra observada ( $\alpha$ , $\beta_{p1}$ , $\beta_{p2}$ ) considerando os fatores mosaico, estrato, número de tipos de usos, chuva, meses de seca e cobertura florestal. Número de amostra = 18. .... | 36 |

## SUMÁRIO

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1 INTRODUÇÃO .....</b>   | <b>12</b> |
| <b>2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA .....</b>  | <b>14</b> |
| <b>2.1 Diversidade.....</b>   | <b>14</b> |
| 2.1.1 Diversidade alfa.....   | 15        |
| 2.1.2 Diversidade beta .....  | 17        |
| 2.1.3 Diversidade gama .....  | 19        |
| <b>2.2 Os Mosaicos agrícolas e a conservação da diversidade.....</b>              | <b>21</b> |
| <b>3 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>   | <b>24</b> |
| <b>3.1 Área de Estudo.....</b>  | <b>24</b> |
| <b>3.2 Coleta de dados .....</b>  | <b>27</b> |
| 3.2.1 Delineamento amostral .....   | 27        |
| 3.2.2 Tipos de uso da terra.....  | 29        |
| <b>3.3 Análises estatísticas .....</b>  | <b>30</b> |
| <b>4 RESULTADOS .....</b>   | <b>33</b> |
| <b>4.1 Particionamento da diversidade entre os mosaicos e estratos.....</b>       | <b>34</b> |
| <b>4.2 Contribuição dos tipos de uso para a diversidade alfa e beta .....</b>     | <b>38</b> |
| <b>4.3 Contribuição relativa das parcelas .....</b>                               | <b>38</b> |
| <b>4.4 Valor de conservação dos tipos de uso para a diversidade gama.....</b>     | <b>41</b> |
| <b>5 DISCUSSÃO .....</b>  | <b>43</b> |
| <b>5.1. Os componentes da diversidade .....</b>                                   | <b>43</b> |
| <b>5.2. A contribuição relativa das parcelas.....</b>                             | <b>46</b> |
| <b>5.3. A contribuição dos tipos de usos e seu valor para a conservação .....</b> | <b>47</b> |
| <b>6 CONCLUSÕES.....</b>  | <b>51</b> |
| <b>7 REFERÊNCIAS .....</b>  | <b>52</b> |
| <b>APÊNDICE .....</b>   | <b>63</b> |

## 1 INTRODUÇÃO

A Amazônia é conhecida por sua alta diversidade e em muitos grupos de plantas (TER STEEGE *et al.*, 2020). No entanto, devido à pressão de conversão da floresta e intensificação do uso do solo, uma fração crescente dessa diversidade encontra-se em paisagens que contém diferentes tipos de uso da terra, denominadas mosaicos agrícolas, onde áreas cultivadas são conectadas a fragmentos florestais em diferentes níveis de distúrbios antropogênicos (SOLAR *et al.*, 2016; FILGUEIRAS *et al.*, 2021). Nesses mosaicos agrícolas as espécies florestais tolerantes à sombra estão entre as mais suscetíveis aos distúrbios naturais e antropogênicos (DO VALE *et al.*, 2020), o que pode trazer graves consequências para a restauração florestal, como a erosão de diversidade e mudanças na composição funcional das florestas em paisagens antropogênicas, e provisão de serviços de ecossistemas florestais (JAKOVAC *et al.*, 2021). Diante disso, esse grupo ecológico deve ser priorizado em estudos visando sua conservação (DO VALE *et al.*, 2020).

Com o aumento do desmatamento associado à necessidade de conciliar conservação e produção de alimentos, os mosaicos agrícolas têm grande importância para a manutenção da diversidade, porém com valores de conservação ainda não reconhecidos (SHUMI *et al.*, 2018; BALMFORD *et al.*, 2019; GOMES *et al.*, 2019). Uma abordagem promissora para entender os padrões de distribuição das espécies é a partição hierárquica da diversidade em três componentes: riqueza local de espécies (diversidade alfa -  $\alpha$ ), riqueza regional total (diversidade gama -  $\gamma$ ) e a variação na composição de espécies entre locais ou unidades de amostragem dentro de uma determinada área (diversidade beta -  $\beta$ ) (WHITTAKER, 1960). Analisar a partição da diversidade oferece uma ferramenta única para entender os processos ecológicos que estruturam as comunidades em gradientes ambientais ou escalas espaciais (CASTRO *et al.*, 2020), pois permite analisar a contribuição de cada componente da diversidade ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) para a diversidade total (MARCILIO-SILVA *et al.*, 2017).

Adicionalmente para entender a diversidade de plantas é preciso considerar as diferentes formas de crescimento e estágios de desenvolvimento das mesmas; a estratificação da vegetação é uma boa ferramenta para isso, uma vez que as condições e recursos disponíveis em cada estrato estabelecem nichos diferenciados para as plantas (PUIG, 2008). Essas variações influenciam na independência da diversidade encontrada nos estratos verticais (WHITTAKER, 1972). Assim, o estudo dos diferentes estratos da

vegetação auxilia na compreensão do potencial de conservação da diversidade de plantas nos diferentes mosaicos agrícolas (DO VALE *et al.*, 2017, 2018, 2020).

Este estudo teve como objetivo avaliar a resposta de cada componente da diversidade de plantas tolerantes à sombra em mosaicos agrícolas da Amazônia Oriental, considerando três estratos das coberturas vegetais em separado. Comparar os mosaicos e os estratos foram objetivos específicos que nortearam as análises em busca de padrões bem distinguíveis da diversidade alfa,  $\beta_1$  e  $\beta_2$  nos mosaicos agrícolas; nesse sentido foram testadas as seguintes hipóteses: (1) os componentes da riqueza alfa,  $\beta_1$  e  $\beta_2$  são influenciados pelos fatores geográfico (representado pelo mosaico), estrato da vegetação, pluviosidade, número de meses de seca, cobertura florestal e número de tipos de usos encontrados nos mosaicos; (2) as contribuições das parcelas e dos tipos de uso diferem entre os componentes da diversidade; e (3) o valor de conservação dos principais tipos de usos também são influenciados pelos fatores acima citados.

## 2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 Diversidade

A palavra diversidade possui muitos significados, por isso sua definição e uso acaba sendo bastante abrangente. Os termos “biodiversidade” ou “diversidade biológica” podem ser utilizados como sinônimos para expressar várias situações ecológicas, mas de forma geral, são diferentes formas de medir a variabilidade entre organismos vivos (MAGURRAN, 2013). Neste estudo, usaremos o termo diversidade como sinônimo de biodiversidade ou diversidade biológica, focando nas espécies de plantas.

A diversidade de espécies é considerada tradicionalmente como a combinação de dois componentes independentes, riqueza e uniformidade, que representam diferentes fenômenos e podem ser combinados; a riqueza refere-se ao número de espécies na comunidade de interesse e a uniformidade está relacionada à equabilidade das abundâncias proporcionais dessas espécies (TUOMISTO, 2012).

A diversidade é uma resposta estrutural das comunidades às condições ambientais, e estas sofrem influência da escala espacial, variando de micro-habitat, para habitat, paisagens, ecorregiões até grandes regiões fitogeográficas (WHITTAKER, 1960; CASTRO *et al.*, 2020). Assim, os fatores que afetam a diversidade também se diferenciam nas escalas espaciais, de forma que o padrão de resposta de uma comunidade local pode ser muito diferente daquele encontrado em áreas mais amplas, como paisagens ou regiões (CRIST *et al.*, 2003).

Dessa forma, uma maneira de avaliar a diversidade é através de sua partição em diferentes níveis hierárquicos, de acordo com a escala espacial, como diversidade alfa, beta e gama. Essa partição de diversidade foi proposta originalmente por Whittaker (1960) e desde então tem sido amplamente utilizada na ecologia, com várias métricas (TUOMISTO, 2010; MARCILIO-SILVA *et al.*, 2017). A partição hierárquica da diversidade é uma abordagem promissora para entender os padrões de distribuição das espécies, pois permite analisar a contribuição da diversidade em cada escala espacial ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) para a diversidade total ( $\gamma$ ) (LANDE, 1996; CRIST *et al.*, 2003), revelando a escala que promove maior diversidade (MARCILIO-SILVA *et al.*, 2017). Essa partição da diversidade pode ajudar os gestores e tomadores de decisão a concentrar seus esforços e

recursos onde a diversidade é mais vulnerável e requer mais atenção (CASTRO *et al.*, 2020).

A partição da diversidade foi proposta inicialmente como um modelo multiplicativo para a ligação entre as escalas espaciais, sendo a diversidade gama um produto da diversidade alfa média e da diversidade beta (gama = alfa x beta) (WHITTAKER, 1960). Alguns problemas dessa proposta são que a diversidade beta é considerada um fator multiplicativo e sem dimensão que liga a diversidade local alfa e diversidade regional gama, o que torna difícil a comparação entre os componentes. Além disso, a diversidade gama é superestimada quando as comunidades ou amostras compartilham espécies (VEECH *et al.*, 2002). Posteriormente, foi proposto um modelo aditivo, no qual a diversidade gama é obtida pela soma da diversidade alfa média e da diversidade beta (LANDE, 1996).

A partição aditiva é quase tão antiga quanto o conceito multiplicativo proposto por Whittaker (1960), sendo mostrada pelos trabalhos de McArthur *et al.* (1966) e Levins (1968). Porém, estes autores não desenvolveram totalmente a partição aditiva como um método analítico para examinar os vários determinantes da diversidade, e nos anos seguintes essa abordagem passou quase despercebida pelos ecologistas (VEECH *et al.*, 2002). Na década de 1990, a ideia da adição foi retomada por Lande (1996), que demonstrou analiticamente um método de partição aditiva da diversidade dentro e entre comunidades; sendo a diversidade gama = alfa + beta. Essa abordagem pode se estender por várias escalas, em um estudo hierárquico com 1, 2, 3 ...  $n$  níveis de amostragem, as amostras são aninhadas em cada nível. Assim, gama = alfa + beta 1 + beta 2 + beta 3 + beta  $n$  (CRIST *et al.*, 2003).

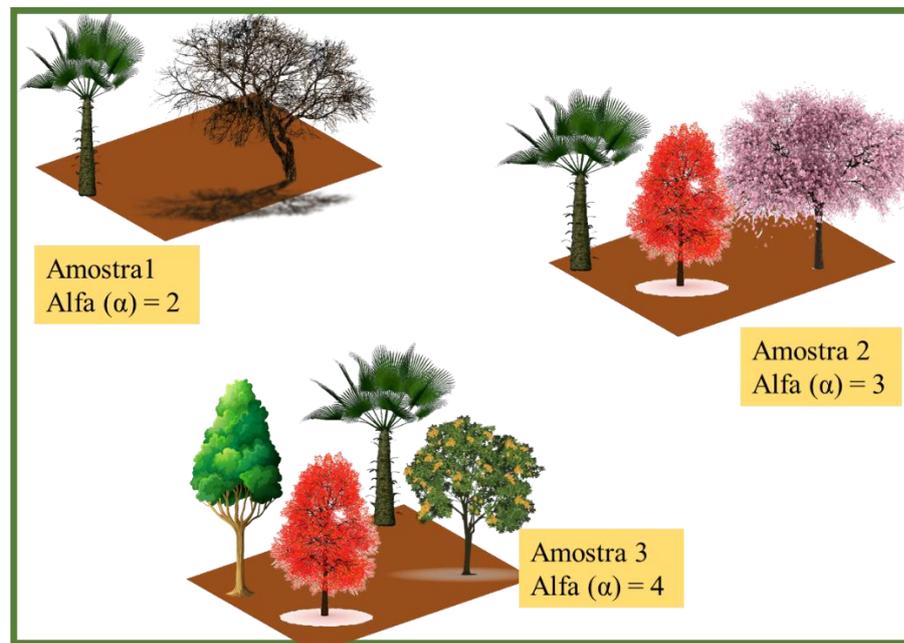
Desde o trabalho de Lande (1996), a partição aditiva da diversidade de espécies tem sido cada vez mais aplicada em pesquisas ecológicas e estudos sobre conservação da biodiversidade (CRIST *et al.*, 2003; LU *et al.*, 2007; DO VALE *et al.*, 2017). Isso porque a abordagem aditiva, ao contrário da multiplicativa de Whittaker, expressa a diversidade beta nas mesmas unidades que alfa e gama, portanto a diversidade alfa e beta são proporcionais e podem ser comparadas diretamente (LU *et al.*, 2007).

### 2.1.1 Diversidade alfa

A diversidade alfa é o componente local, que informa a diversidade dentro de uma comunidade (WHITTAKER, 1960). Whittaker (1956) definiu a diversidade dentro de

uma comunidade como “diversidade alfa” porque o parâmetro alfa de Fisher da distribuição da abundância de espécies em série logarítmica era uma forma útil de medir a diversidade. Na partição aditiva de Lande (1996), a diversidade alfa é tratada como a diversidade média dentro da amostra (Figura 1), independentemente de ser medida pela riqueza de espécies, o índice de Shannon, o índice de Simpson ou outra métrica (VEECH *et al.*, 2002).

Figura 1- Diversidade alfa em um mosaico agrícola idealizado com três amostras. A diversidade alfa é o total de espécies encontrado em cada amostra.



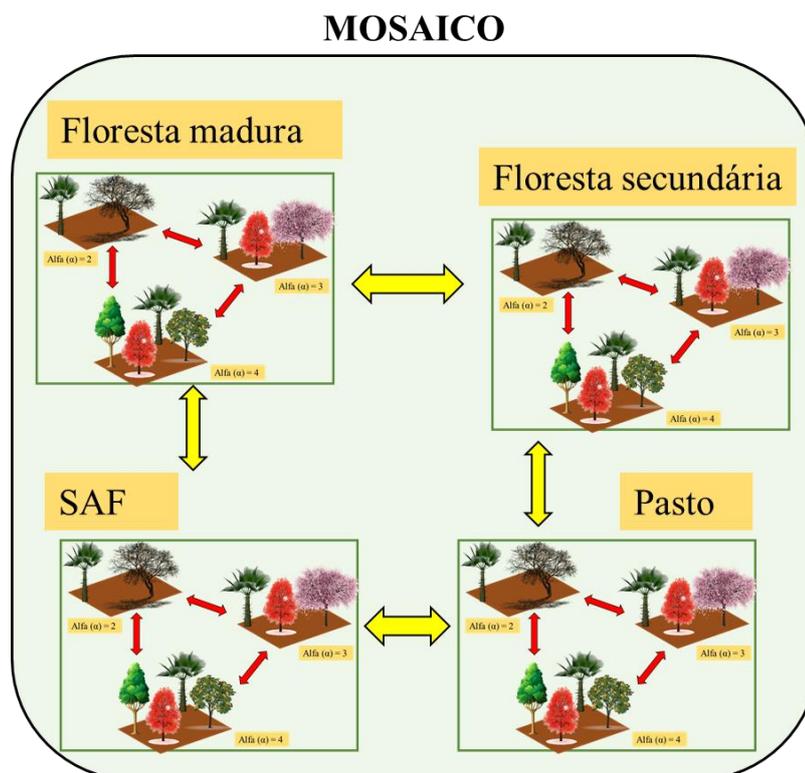
Fonte: O autor (2021).

A diversidade local é moderada pelo conjunto (*pool*) de espécies em toda a paisagem, sendo influenciada pela estrutura da vegetação, padrões de distribuição das espécies, clima local, processos ecológicos como competição e predação, pela evolução regional e distúrbios de pequena escala, como queda de árvores (TUOMISTO *et al.*, 1995; ROMERO-ALCARAZ; ÁVILA, 2000; TER STEEGE & ZAGT, 2002; BAKER *et al.*, 2016; RICKLEFS & HE, 2016), assim como, em áreas agrícolas, pelo histórico de uso da terra (TSCHARNTKE *et al.*, 2012). Os processos que ocorrem na escala local também são influenciados pelos processos na escala regional, dessa forma, as comunidades locais são um complexo de interações entre os processos atuando nas diferentes escalas espaciais (RICKLEFS, 2004).

### 2.1.2 Diversidade beta

A diversidade beta ( $\beta$ ) foi originalmente proposta para preencher a lacuna entre as medidas locais (alfa) e regional (gama) de diversidade (WHITTAKER, 1960), desde então tem sido um conceito com diferentes definições teóricas e matemáticas (TUOMISTO, 2010; ANDERSON *et al.*, 2011). Em sentido amplo, o termo é aplicado para qualquer medida de variação na composição de espécies (ANDERSON *et al.*, 2011) ou o efetivo número de espécies regional que não é encontrado em uma comunidade local (alfa) escolhida aleatoriamente (LANDE, 1996; VEECH *et al.*, 2002). No sentido mais restrito, a diversidade beta refere-se à proporção simples entre as diversidades gama e alfa (TUOMISTO, 2010). Dessa forma, a diversidade beta faz a conexão entre a diversidade local e regional (Figura 2) (RICKLEFS & SCHLUTER, 1993).

Figura 2 - Diversidade beta em um mosaico agrícola. Setas vermelhas indicam a variação na composição florística dentro de um tipo de cobertura vegetal ( $\beta_1$ ) e setas amarelas indicam a variação na composição florística entre diferentes coberturas ( $\beta_2$ ).



Fonte: O autor (2021).

A diversidade beta é um conceito chave para entender o funcionamento do ecossistema e padrões nas comunidades, e assim informar sobre o manejo dos

ecossistemas (LEGENDRE *et al.*, 2005; BARWELL *et al.*, 2015). Valores baixos de diversidade beta, por exemplo, representam uma homogeneização na composição das comunidades, o que pode implicar na redução de funções do ecossistema, afetando a produtividade, resiliência a distúrbios e vulnerabilidade a invasão biológica (BALATA *et al.*, 2007).

O fator mais comum associado à determinação da diversidade beta é a heterogeneidade ambiental. Em ambientes heterogêneos, espécies com diferentes níveis de tolerâncias podem gerar padrões diferenciados de distribuição espacial, enquanto em ambientes homogêneos a diversidade beta seria baixa, devido à grande similaridade de espécies entre as comunidades locais (NEKOLA & WHITE, 1999).

A diversidade beta sofre influência de fatores como a regeneração natural, que pode variar com as taxas de substituição ou manutenção das espécies, heterogeneidade de habitats, clima e topografia, limitação de dispersão e padrões de distribuição espacial das espécies dominantes e raras (*uniques* e *singletons*) (ARROYO-RODRÍGUES *et al.*, 2017; RODRIGUES *et al.*, 2019; DRAPER *et al.*, 2019); espécies agregadas podem ocorrer apenas em um local e por isso aumentam a diversidade beta (CRIST *et al.*, 2003). Por estar relacionada à configuração espacial das espécies entre os habitat, a diversidade beta também depende da capacidade de dispersão e da mobilidade das espécies (RICKLEFS & SCHLUTER, 1993).

A diversidade beta pode seguir dois padrões: rotatividade (*turnover*) e aninhamento (*nestedness*) (BISHOP *et al.*, 2015). A rotatividade consiste na substituição de espécies em um local por espécies diferentes em outro local. O aninhamento é a perda ou ganho de espécies, o que implica a eliminação ou adição de espécies em apenas um dos locais, fazendo com que a comunidade mais pobre seja um subconjunto restrito da mais rica (ALMEIDA-NETO *et al.*, 2011). Esses dois padrões podem ser influenciados por diferentes fatores, permitindo conhecer melhor os padrões de distribuição das espécies nas comunidades. O componente de rotatividade pode informar sobre processos determinísticos relacionados a nichos (por exemplo, filtragem de diferentes espécies por características ambientais predominantes) que levam a substituições de espécies entre diferentes condições ambientais (NUNES *et al.*, 2016). Por outro lado, o componente de aninhamento pode estar mais relacionado à dispersão estocástica ou processos de extinção resultando em ganho ou perda de espécies (HEINO & TOLONEN, 2017).

A diversidade beta pode ser medida através da análise da composição das espécies entre as comunidades, heterogeneidade espacial entre e dentro das comunidades e pelo

grau de similaridade ecológica entre as comunidades (WHITTAKER, 1972; ROUTLEDGE, 1977). Existem várias métricas diferentes para medir a diversidade beta; a maioria delas foi baseada na similaridade percentual ou na razão entre o número de espécies compartilhadas por duas comunidades (ou amostras) e o número total de espécies encontradas em ambas as comunidades (WHITTAKER, 1960, 1972; VEECH *et al.*, 2002). De acordo com a partição aditiva a diversidade beta é o número médio de espécies da escala regional (ou gama) não contido em uma comunidade alfa escolhida aleatoriamente (LANDE, 1996; VEECH *et al.*, 2002) e representa a absoluta diferenciação da diversidade, o incremento ou excesso entre a escala local e regional (CHAO *et al.*, 2012).

Descrever e explorar os determinantes da diversidade beta é particularmente crítico para as florestas tropicais. Isso porque essas florestas são sistemas muito diversos, tanto local quanto regionalmente, e apesar de ter alta diversidade beta, estão sujeitas a diferentes níveis de distúrbios antrópicos, que fazem com que áreas de florestas sejam integradas a diferentes sistemas de usos da terra (BALVANERA *et al.*, 2002). O entendimento dos padrões e da maneira como a composição de espécies se distribui espacialmente são essenciais para a avaliação total de como a diversidade é mantida, além de ser fundamental para o planejamento da conservação da biodiversidade (BALVANERA *et al.*, 2002). Assim, o conhecimento sobre a diversidade beta, associado às técnicas de modelagem de espécies, pode auxiliar na escolha de áreas prioritárias para conservação e na elaboração de planos de manejo em função da complementaridade da diversidade entre as áreas (KRESS *et al.*, 1998; CHAO *et al.*, 2012).

### 2.1.3 Diversidade gama

A diversidade gama ( $\gamma$ ) compreende a diversidade total em uma região de estudo, como a área de uma bacia hidrográfica ou uma ilha ou um mosaico agrícola, como aqui estudado. No particionamento da diversidade, o componente regional gama é produto do escalonamento das diversidades de múltiplos níveis espaciais hierárquicos (WHITTAKER, 1972). Assim, a diversidade total (ou gama) pode ser dividida em componentes que representam a diversidade dentro de uma comunidade (alfa) e entre comunidades diferentes (beta).

Não existe resposta única que explique os padrões de ocorrência das espécies a nível regional, ou porque algumas espécies ocorrem em determinado local e outras não.

Mas de um modo geral, esses padrões podem ser resultado da combinação de alguns fatores, tais como: fatores históricos ou filogenéticos, geográficos, da altitude e longitude, precipitação e produtividade primária (WHITTAKER *et al.*, 2001; TER STEEGE *et al.*, 2003; STROPP *et al.*, 2009). A diversidade gama também pode ser limitada por restrições ecológicas, como condições físicas, limitação de recursos e interações entre espécies (SCHMIDT *et al.*, 2017).

Em nível de Amazônia, estima-se que o bioma abrigue cerca de 16.000 espécies de árvores, das quais 11.000 são espécies raras (TER STEEGE *et al.*, 2015; SILVA-SOUZA & SOUZA, 2020). A maioria das espécies não está amplamente distribuída na região, mas ocorre em regiões claramente delimitadas, chamadas de "áreas de endemismo" (SILVA *et al.*, 2005). Quase metade de todas as árvores da Amazônia pertence a um conjunto de 1,4% de espécies hiperdominantes em uma ou duas regiões da bacia e em um ou dois tipos de floresta (TER STEEGE *et al.*, 2013).

O padrão comparativo da distribuição das espécies na Amazônia indica dois padrões biogeográficos básicos. O primeiro padrão é que as espécies não estão distribuídas de forma homogênea na região: a maioria das espécies possui distribuição restrita, definindo várias áreas de endemismo. O segundo padrão é o da substituição das espécies endêmicas a uma área de endemismo por espécies aparentadas nas áreas de endemismo adjacentes. Em muitos casos estas substituições de espécies estão associadas à presença de barreiras físicas bem definidas, como rios, planaltos ou manchas de vegetação aberta. Porém, em alguns casos essa substituição se dá em lugares sem nenhuma barreira física visível (SILVA & GARDA, 2010).

As áreas de endemismo são importantes porque são as menores unidades geográficas para a análise da biogeografia e, abrigam conjuntos únicos e insubstituíveis de espécies (MORRONE & CRISCI, 1995). Portanto, devem ser utilizadas como unidades básicas para o planejamento da conservação (SILVA *et al.*, 2005)

Para melhor entender os padrões de distribuição das espécies, a diversidade regional tem sido utilizada particionada em seus componentes alfa e beta para comparar padrões de biodiversidade entre regiões, apontando para potenciais mecanismos ecológicos, que podem ser utilizados como indicativos para conservação da biodiversidade (VEECH *et al.*, 2002; CHAO *et al.*, 2012; SOCOLAR *et al.*, 2016).

## 2.2 Os Mosaicos agrícolas e a conservação da diversidade

As mudanças no uso da terra estão entre os principais fatores antropogênicos que influenciam na biodiversidade das florestas tropicais (GOMES *et al.*, 2019). Essas mudanças de uso da terra fazem com que novas paisagens sejam formadas por complexas e dinâmicas áreas agrícolas e fragmentos de floresta, chamadas de mosaicos agrícolas (BENNETT *et al.*, 2006), muito comuns em áreas de agricultura familiar da Amazônia (VOGT *et al.*, 2015).

A agricultura é uma das principais causas do desmatamento nas florestas tropicais, mas os padrões e a dinâmica do uso da terra variam amplamente, dependendo principalmente das condições socioeconômicas que prevalecem nos níveis local e regional (SAMPAIO *et al.*, 2010; GRIMALDI *et al.*, 2014; LAVELLE *et al.*, 2016). Nos sistemas de agricultura familiar, a utilização da terra compreende práticas florestais, agrícolas e de pastagem específicas, influenciadas pelo acesso a mercados, crédito e assistência técnica (GRIMALDI *et al.*, 2014). Isso faz com que as paisagens agrícolas sejam tipicamente uma mistura de diferentes tipos de usos da terra que formam vários habitats agrícolas e não agrícolas, permitindo que muitas espécies de plantas se distribuam amplamente por essas paisagens (EGAN & MORTENSEN, 2012; Do Vale *et al.*, 2018) e aumente a conectividade entre as unidades de conservação (SAURA *et al.*, 2017; MIRANDA *et al.*, 2021).

Na Amazônia, a fragmentação das florestas e consequente formação de mosaicos agrícolas é um fator importante que influencia na diversidade das comunidades. As decisões de manejo agrícola e uso da terra podem ter graves repercussões para a conservação de espécies e ecossistemas, através de sua influência indireta na persistência de espécies em florestas remanescentes adjacentes (PERES *et al.*, 2010; VOGT *et al.*, 2015).

Projeções indicam que até 2050 a população mundial deve crescer cerca de 39%, o que significa que a produção agrícola mundial anual precisaria aumentar cerca de 60% até esse mesmo período (FAO, 2012). O aumento na produção agrícola requer a utilização de mais áreas para cultivo, o que traz à tona uma questão importante que tem sido discutida e colocada entre as metas políticas globais: como alimentar as pessoas e preservar a biodiversidade? (FAO, 2012; LOCONTO *et al.*, 2020).

Na busca da conservação da biodiversidade associada à produtividade agrícola, uma importante discussão se dá entre os modelos de “*land sharing*” (compartilhamento

da terra) e “*land sparing*” (preservação da terra) (AMARAL-SILVA *et al.*, 2014). Esses modelos baseiam-se na ideia de que existem duas formas de reduzir os impactos da agricultura sobre a diversidade de espécies selvagens, aquelas que não são cultivadas ou domesticadas. Considerando dois extremos da produção de alimentos e da conservação da biodiversidade, esses modelos fornecem uma maneira eficaz de entender como as espécies respondem à agricultura e o que é necessário para que suas populações persistam no futuro (PHALAN, 2018).

O conceito de “*land sharing*” se refere à adoção de práticas produtivas de baixo impacto, que favorecem as espécies selvagens dentro das áreas agrícolas. Por exemplo, a retenção de pequenos fragmentos florestais dentro das fazendas ou a adoção de métodos de produção que reduzem os efeitos negativos sobre as espécies selvagens, como os sistemas agroflorestais e consórcios arbóreos (DO VALE *et al.*, 2018; BALMFORD *et al.*, 2019). O conceito de “*land sparing*”, por sua vez, está relacionado à otimização da produtividade agrícola e da conservação da biodiversidade, em diferentes espaços. Neste modelo, a conservação da biodiversidade deveria ser feita em espaços com pouca ou nenhuma intervenção antrópica, enquanto outros lugares seriam destinados para a agricultura intensiva, maximizando a produtividade de alimentos nestes espaços (AMARAL-SILVA *et al.*, 2014; BALMFORD *et al.*, 2019).

Nesse contexto, os mosaicos agrícolas formados em áreas de agricultura familiar atendem aos princípios do modelo *land sharing*, pois ao contrário do que ocorre nos grandes monocultivos, os produtores familiares fazem pouco ou nenhum uso de fertilizantes e herbicidas, e mantêm áreas de produção agrícola associadas a áreas de florestas secundárias (que podem ser áreas agrícolas permanentemente abandonadas pelo produtor ou áreas temporariamente em “pousio”) e remanescentes de florestas maduras. Os mosaicos agrícolas têm o potencial de atuar como repositório de biodiversidade em paisagens antrópicas através da coexistência das diferentes partes do mosaico, que além de dar suporte às comunidades dominadas por espécies adaptadas aos ambientes perturbados, também pode oferecer habitat adicionais e aumentar as chances para espécies dependentes das florestas maduras persistirem por mais tempo (TABARELLI *et al.*, 2012). A persistência dessas espécies pode não ter grande importância sobre a diversidade local, mas terá grande valor na diversidade regional.

Uma das mudanças mais importantes no uso da terra em mosaicos agrícolas, especialmente oriundos da agricultura familiar, é a regeneração da vegetação em áreas previamente desmatadas, dando origem a uma vegetação secundária, ou em crescimento,

ou sucessional, popularmente chamadas de capoeiras ou juquiras. Na Amazônia, em 2018, existiam 148.764 km<sup>2</sup> de florestas secundárias, dos quais 50% possuíam entre 1 e 8 anos de idade (SILVA JUNIOR *et al.*, 2020). Essa vegetação secundária desempenha um importante papel na conservação das espécies, pois pode mitigar a perda de biodiversidade, permitindo que um conjunto de espécies se recupere (LENNOX *et al.*, 2018). Nos mosaicos agrícolas da agricultura familiar, a sucessão secundária começa antes mesmo do abandono da área, roças e pastagens pois permitem a sobrevivência de algumas espécies florestais ao longo do tempo e a chegada de novas espécies (MITJA *et al.*, 2008, 2010; MIRANDA *et al.*, 2009; DO VALE *et al.*, 2018, 2020). Assim, além de serem utilizadas pelos agricultores, para retirada de madeira (ALVINO *et al.*, 2005; COELHO *et al.*, 2012; OLIVEIRA *et al.*, 2020), podendo ser considerada como um tipo de uso da terra, as florestas secundárias também têm importância significativa na conservação de espécies florestais.

Nessas áreas, as espécies florestais tolerantes à sombra são mais suscetíveis aos distúrbios naturais e antropogênicos, por isso podem ser utilizadas como um bom indicativo do potencial de conservação dos mosaicos (DO VALE *et al.*, 2020). A fragmentação das florestas ocasiona o aumento do número de espécies pioneiras e declínio de espécies tolerantes a sombra, podendo levar a uma homogeneização na diversidade de espécies ao longo do tempo (TABARELLI *et al.*, 2012). A homogeneização pode ser evitada com a presença de fragmentos florestais remanescentes, que garantiriam a presença de uma maior diversidade de espécies florestais nos mosaicos (HERNÁNDEZ-RUEDAS *et al.*, 2014).

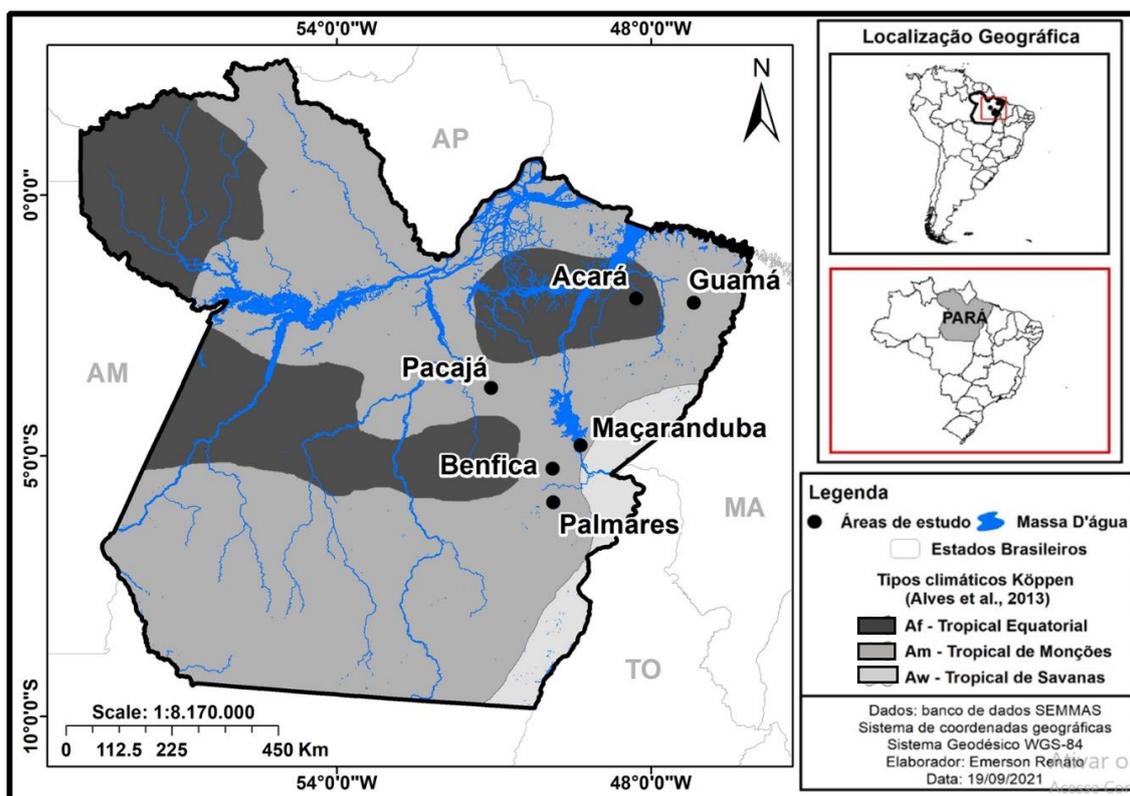
A redução na riqueza de espécies tolerantes e maior dominância de espécies pioneiras tem implicações importantes para os ecossistemas e pode resultar em graves consequências para a restauração florestal, como perda de diversidade e provisão de serviços oriundos dos ecossistemas florestais (MICHALSKI *et al.*, 2007; VAN BREUGEL *et al.* 2013).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em seis mosaicos agrícolas no Estado do Pará (Figura 3), cujo sistema de produção predominante é a agricultura familiar: Vale do Rio Guamá (Guamá), Vale do Rio Acará (Acará), Projeto de Assentamento Benfica (Benfica), Comunidade Maçaranduba do Projeto Agroextrativista Praia Alta e Piranheiras (Maçaranduba), Projeto de Assentamento Palmares II (Palmares) e Travessão 338-Sul (Pacajá). Todos os mosaicos estão localizados na Amazônia Oriental, em áreas com intensa dinâmica de transformação da cobertura vegetal, pertencente à região conhecida como “arco do desmatamento”. O estudo foi realizado com dados secundários oriundos de diferentes projetos do Grupo de Pesquisa Biodiversidade da Amazônia (<http://dgp.cnpq.br/dgp/espelhogrupo/16743>).

Figura 3- Localização dos seis mosaicos estudados na Amazônia Oriental, Estado do Pará, Brasil.



Fonte: O autor (2021).

Cada mosaico está relacionado a uma microbacia hidrográfica ou a um Projeto de Assentamento, por isso apresentam diferentes características ambientais e histórico de

ocupação de uso da terra; A cobertura florestal, no ano de coleta dos dados variou 25 e 70% (Tabela 1). Os solos são variados, embora haja uma predominância dos Latossolos. Cinco mosaicos estão em áreas de clima do tipo Am de Köppen, e apenas o mosaico de Acará está em uma área de clima tipo Af; a pluviosidade total variou entre 2782 mm (Acará) a 1568,7 mm (Palmares); o déficit hídrico varia entre 3 e 4 meses (Figura 4).

O mosaico do Guamá está inserido na mais antiga fronteira de colonização do Estado do Pará, próximo à região metropolitana de Belém. Além do alto grau de degradação ao longo do tempo, desde a colonização portuguesa, o mosaico do Guamá também possui áreas de extração de minério (CORDEIRO *et al.*, 2017). Os dados coletados sobre a vegetação no mosaico do Guamá foram também analisados por Santos (2018).

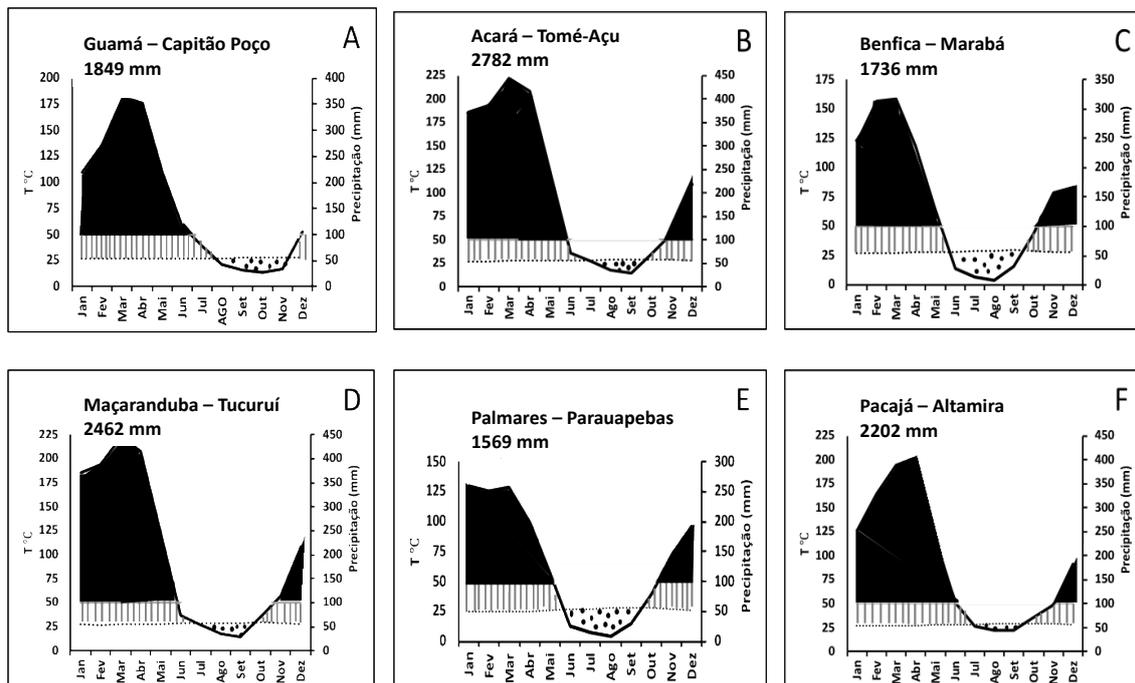
Ainda dentro da grande região antiga de colonização, relacionada às expedições portuguesas do século XVIII, está o mosaico do Acará, que também apresenta forte alteração em sua vegetação original (BARLOW *et al.*, 2016), caracterizado pela existência de sistemas agroflorestais e monocultivos de dendê incentivados pelas políticas públicas voltadas para a região (ALMEIDA *et al.*, 2020). A diversidade alfa sobre a cobertura vegetal no mosaico do Acará foi descrita por Dias (2020).

Tabela 1 - Características dos mosaicos agrícolas estudados: Mesorregião do estado do Pará; tipos de solos; tipo climático de Köppen; T° = temperatura média anual; Chuva = pluviosidade média anual; Número de meses com déficit hídrico; e porcentagem da cobertura florestal.

| Mosaico     | Mesorregião do Pará | Solos   | Clima | Cobertura florestal* (%) | Data da ocupação |
|-------------|---------------------|---------|-------|--------------------------|------------------|
| Acará       | Nordeste            | LA      | Af    | 40                       | século XVIII     |
| Guamá       | Nordeste            | LDA     | Am    | 33                       | século XVIII     |
| Maçaranduba | Sudeste             | AA; LDA | Am    | 39                       | 1994             |
| Pacajá      | Sudeste-Sul         | Pd, Ld  | Am    | 70                       | 2001             |
| Benfica     | Sudeste             | LA      | Am    | 25                       | 1994             |
| Palmares    | Sudeste             | LDVA    | Am    | 38                       | 1996             |

**Fonte:** Alvares *et al.* (2013) para as variáveis climáticas; Sombroek (2001) para classificação dos Solos: Latossolo Distrófico amarelo (LDA); Latossolo Amarelo (LA); Argissolo Amarelo (AA); Latossolo Distrófico Vermelho-Amarelo (LDVA); Podzólicos (Pd), Latossolo Distrófico (Ld). \*Cobertura florestal medida em Benfica no ano 2005 (Sampaio *et al.*, 2010), medida no ano 2007 em Maçaranduba, Palmares e Pacajá (Oszwald *et al.*, 2011); estimativas da região do Guamá (INPE 2016) e Acará (Almeida *et al.* 2020) somam as coberturas de florestas maduras e florestas secundária.

Figura 4 - Diagramas climáticos da estação meteorológica mais próxima dos mosaicos estudados: Guamá (Capitão Poço, A), Acará (Tomé-Açu, B), Benfica (Marabá, C), Maçaranduba (Tucuruí, D), Palmares (Parauapebas, E), Pacajá (Altamira, F).



Fonte: Temperatura mensal média e pluviosidade mensal obtidos no Instituto Nacional de Meteorologia (<https://tempo.inmet.gov.br>) para as estações de Tomé-Açu (de 2008 a 2020), Tucuruí, Altamira, Marabá (de 2005 a 2020); no climate-Data.Org (<https://pt.climate-data.org>) para Parauapebas; e no Clima Tempo (<https://www.climatempo.com.br>) para Capitão Poço.

Os outros quatro mosaicos estão inseridos no contexto do programa de reforma agrária brasileiro, coordenado pelo Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária (INCRA). O Projeto de Assentamento Benfica está inserido no município de Itupiranga, pertence a uma comunidade de pequenos produtores familiares que foram assentados em 1994, sobre uma área de 10.026,00 hectares. Devido à proximidade espacial com o centro urbano da cidade de Marabá, a comunidade de Benfica apresentou uma dinâmica de ocupação territorial e do uso dos recursos naturais associada à dinâmica econômica da Microrregião Marabá (REYNAL *et al.*, 1995); com a substituição progressiva da floresta por pastagens. Em 2005 (ano da coleta de dados), a área florestal correspondia a 25% da cobertura vegetal. A diversidade alfa das florestas primárias e florestas sucessionais no mosaico de Benfica foi descrita por Coelho *et al.* (2012, 2013) e as paisagens de Benfica foram estudadas por Sampaio *et al.* (2010) e Laques *et al.* (2012).

O mosaico de Maçaranduba está localizado na comunidade Maçaranduba, no Projeto de Assentamento Agroextrativista Praia Alta-Piranheiras, no município de Nova Ipixuna; também criado oficialmente pelo INCRA em 1994. A paisagem de Maçaranduba

teve dinâmica notavelmente marcada entre 1997 e 2004, quando ocorreram 60% das mudanças na cobertura vegetal. Como em Benfica houve uma passagem muito rápida e intensa da fase florestal à fase agrícola, principalmente pastagens, em 2007 (um ano antes da coleta de dados), a área florestal correspondia a 40% da cobertura vegetal (OSZWALD *et al.*, 2011).

O mosaico de Palmares está localizado no Projeto de Assentamento Palmares II, no município de Parauapebas; criado oficialmente pelo INCRA em 1996. Palmares sofre influência do polo urbano de Parauapebas e sua dinâmica estava mais associada às culturas anuais do que às pastagens. Os agricultores moram em uma vila a cerca de 25 km distante das áreas agrícolas, então mais estradas e trilhas de acesso foram abertas, o que ajudou a aumentar o grau de fragmentação nesse mosaico (OSZWALD *et al.*, 2011). O mosaico de Palmares apresentava uma paisagem agrícola muito fragmentada, com muitos pastos e roças, além da presença de queimadas recentes nas áreas florestais; em 2007 (um ano antes da coleta de dados), a área florestal correspondia a 44% da cobertura vegetal (OSZWALD *et al.*, 2011).

O mosaico de Pacajá está inserido em uma frente pioneira que parte de uma estrada secundária (Travessão 338 Sul) perpendicular à rodovia Transamazônica. A comunidade foi criada em 2001 e tem um histórico mais recente de desmatamento; em 2007 (um ano antes da coleta de dados), a área florestal correspondia a 70% da cobertura vegetal (OSZWALD *et al.*, 2011). A diversidade e serviços ecossistêmicos das diferentes coberturas vegetais nos mosaicos de Maçaranduba, Palmares e Pacajá foram descritos por Grimaldi *et al.* (2014), Do Vale *et al.* (2017), Lavelle *et al.* (2016) e Decaëns *et al.* (2018).

## **3.2 Coleta de dados**

### **3.2.1 Delineamento amostral**

Dentro de cada mosaico a cobertura vegetal foi inventariada, nos principais tipos de usos da terra, em 45 pontos amostrais, exceto em Benfica e Acará onde foram inventariados 53 pontos amostrais. O número de pontos amostrais por tipo de uso variou entre os mosaicos, de forma a refletir a importância do tipo de uso no mosaico (Tabela 2). Como a cobertura vegetal de cada tipo de uso possui uma estrutura vertical diferenciada o inventário foi realizado em um, dois ou três estratos, dependente da existência ou não deles. O número de amostras por estrato é variável por mosaico, pois

existem tipos de uso que não possuem todos os estratos; dessa forma o desenho amostral planejado pode ser visto apenas no estrato inferior, o único presente em todos os tipos de usos (Tabela 2).

Em cada ponto amostral o estrato superior, foi inventariado em uma parcela de 500 m<sup>2</sup> (10 m x 50 m), onde foram mensurados todos os indivíduos com DAP  $\geq$  10 cm; o estrato médio foi inventariado em uma subparcela de 250 m<sup>2</sup> (5 m x 50 m), onde foram mensurados os indivíduos com DAP < 10 cm e altura > 2 m. Por fim, foram distribuídas regularmente 10 subparcelas de 1 m<sup>2</sup> (1 m x 1 m), no centro da parcela maior, para o inventário do estrato inferior, formado por indivíduos com 2 m < altura > 10 cm. No mosaico de Benfica o estrato inferior foi inventariado em toda a extensão do subtransecto de 1 x 50 m.

Tabela 2 - Quantidade de pontos amostrais por tipo de uso da terra em cada mosaico.

| Tipo de Uso           | Mosaicos |       |             |        |         |          | Total |
|-----------------------|----------|-------|-------------|--------|---------|----------|-------|
|                       | Acará    | Guamá | Maçaranduba | Pacajá | Benfica | Palmares |       |
| Floresta Madura       | 9        | 9     | 11          | 23     | 8       | 5        | 65    |
| Floresta Secundária   | 9        | 18    | 13          | 9      | 13      | 9        | 77    |
| Mata Ciliar           | -        | -     | -           | -      | 9       | -        | 9     |
| Floresta Queimada     | -        | -     | -           | -      | 3       | 10       | 13    |
| Sistema Agroflorestal | 9        | -     | -           | -      | -       | -        | 9     |
| Plantio Arbóreo       | -        | -     | -           | 4      | -       | -        | 4     |
| Plantio Dendê         | 9        | -     | -           | -      | -       | -        | 9     |
| Cultivos Anuais       | 9        | 9     | 1           | 2      | 5       | 10       | 36    |
| Pasto                 | 8        | 9     | 20          | 7      | 15      | 11       | 70    |
| Estratos              |          |       |             |        |         |          |       |
| Superior              | 27       | 26    | 20          | 33     | 31      | 18       | 155   |
| Médio                 | 27       | 27    | 23          | 36     | 33      | 24       | 170   |
| Inferior              | 53       | 45    | 45          | 45     | 53      | 45       | 286   |

Fonte: O autor (2021).

A identificação prévia das espécies foi realizada por um parataxonomista em campo e confirmada por comparação no Herbário João Murça Pires, do Museu Paraense Emilio Goeldi. As espécies foram classificadas por grupo ecológico como pioneiras (P),

tolerantes a sombra (TS) e cultivadas (C), com base na classificação de Swaine e Whitmore (1988) e Mitja *et al.* (2008), e por forma de vida como árvores, ervas, lianas e palmeiras. Após essa classificação, foram selecionadas apenas as espécies tolerantes à sombra, de todas as formas de vida, para que fossem analisadas neste trabalho, uma vez que são essas espécies que possuem maior importância nas análises visando a conservação das espécies florestais.

### 3.2.2 Tipos de uso da terra

Foram identificados nove tipos de usos da terra: floresta madura (FLM), floresta secundária (FLS), mata ciliar (MCI), floresta queimada (FLQ), sistema agroflorestral (SAF), plantio arbóreo (PLA), plantio de dendê (DEN), cultivo anual (CAN) e pasto (PAS). As florestas maduras (FLM) são definidas neste estudo como áreas bem conservadas, que mantêm uma estrutura vertical com três estratos bem definidos e sem indicação de grandes distúrbios antrópicos, como por exemplo grandes clareiras ou áreas queimadas. As florestas secundárias (FLS), conhecidas popularmente como capoeiras, são florestas em diferentes estágios sucessionais que surgiram após o abandono de áreas agrícolas. As matas ciliares (MCI) são um tipo de uso característico do mosaico de Benfica, que consistem em áreas utilizadas pelos produtores principalmente para a extração de açaí. As florestas queimadas (FLQ) são áreas que apresentam a estrutura vertical bem definida, porém com fortes sinais de exploração e na maioria com sinais de queimadas. Esse tipo de uso ocorreu somente nos mosaicos de Palmares e Benfica. As florestas maduras incluem as florestas conservadas e exploradas nos trabalhos de Do Vale *et al.* (2015, 2018, 2020) e as florestas secundárias incluem as florestas jovens e velhas nos trabalhos desse mesmo autor e nos trabalhos de Santos (2018) e Coelho *et al.* (2012).

Os cultivos arbóreos foram representados por três diferentes sistemas: os sistemas agroflorestrais (SAF), que apresentam diferentes arranjos espaciais de diferentes espécies frutíferas, como *Theobroma cacao* L. (Cacau), *Theoboma grandiflorum* Willd. ex Spreng. K. Schum. (Cupuaçu), *Euterpe oleraceae* Mart. (Açaí) e espécies florestais como *Swietenia macrophylla* King (Mogno) e *Carapa guianensis* Aubl. (Andiroba); o plantio arbóreo (PLA), que consiste no consórcio de *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Paricá) com *Theobroma cacao* (cacau); os monocultivos de Dendê (DEN), que são plantios de *Elaeis guineenses* Jacq. destinados à produção do óleo de palma. Dendê e SAF

ocorreram somente no mosaico do Acará e os plantios arbóreos ocorreram apenas em Pacajá.

Os cultivos anuais (CAN) são áreas importantes para assegurar a alimentação das famílias, incluem principalmente plantios de *Oryza* sp. (arroz), *Vigna* sp. (feijão), *Zea mays* L. (milho) e, em sua maioria, *Manihot esculenta* Crantz (mandioca). E as pastagens (PAS) são o tipo de uso utilizado para criação bovina, dominados por espécies de *Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich) R.D. Webster ou *Urochloa humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga. Esse tipo de uso se apresenta nos mosaicos de duas formas: pastos limpos, que são aqueles com baixa densidade de espécies lenhosas, ou invadidos, que têm alta abundância de indivíduos herbáceos e plântulas jovens de espécies lenhosas. Como essa classificação não foi realizada para todas as áreas amostradas, os pastos limpos e invadidos foram agrupados apenas pastos.

### 3.3 Análises estatísticas

Para entender o comportamento geral da diversidade gama foram analisadas as curvas de acumulação de espécies através do método de Mao Tao, onde a curva de rarefação encontrada é baseada em amostra independente 500 vezes (COLWELL *et al.* 2012).

A diversidade foi analisada em separado para cada um dos seis mosaicos e três estratos (18 situações) através da partição aditiva sobre a matriz de abundância das espécies por ponto amostral. A partição seguiu o proposto por Crist *et al.* (2003), utilizando a riqueza de espécies como medida de diversidade:

$$\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2 \quad (1)$$

onde,  $\gamma$  = diversidade gama (número de espécies total no mosaico);  $\alpha$  = diversidade alfa, obtida pela média das riquezas dos pontos amostrais;  $\beta_1$  = diversidade beta dentro do tipo de uso, considera a diferença na composição florística entre os pontos amostrais de um definido tipo de uso;  $\beta_2$  = diversidade beta entre os tipos de usos, considera a diferença na composição florística entre os pontos amostrais dos diferentes tipos de usos. A soma de  $\beta_1$  e  $\beta_2$  expressa a diversidade beta total do mosaico ( $\beta_t$ ).

Os valores absolutos de  $\beta_1$  e  $\beta_2$  foram padronizados uma vez que os eles possuem estreita relação com os valores de alfa e gama e por isso não devem ser usados para

comparar diferentes regiões (CHAO *et al.* 2012). Os valores padronizados ( $\beta_{1p}$  e  $\beta_{2p}$ ) foram calculados conforme Chao *et al.* (2012):

$$\beta_p = \beta / (N-1) * \alpha \quad (2)$$

onde,  $\alpha$  e  $\beta$  são os valores observados na partição e N o número de amostras:

Para avaliar o efeito geográfico (representado pelos mosaicos, que estão localizados em diferentes regiões), estrato, chuva, número de meses de seca (precipitação < 100 mm), cobertura florestal na época de coleta dos dados e número de tipos de usos sobre os valores observados na partição aditiva, foi realizada uma análise de modelo linear generalizado (GLM) para cada componente da diversidade ( $\alpha$ ,  $\beta_{1p}$  e  $\beta_{2p}$ ) em separado (18 amostras: seis mosaicos e três estratos); a GLM foi realizada utilizando a distribuição gama e uma função de link "inverse"; o ajuste de cada modelo foi caracterizado por um pseudo- $R^2$ , conforme Guisan & Zimmermann (2000). Uma análise de variância (ANOVA) usando o teste Chi-quadrado foi executada para mostrar a existência de diferenças entre as categorias dos fatores e quando existentes foram verificadas usando o teste *a posteriori* de Tukey. No caso de fatores contínuos significativos, foi realizada uma regressão com valores replicados da variável explicativa, uma vez que os estratos eram aninhados no mosaico (CRAWLEY, 2007).

Foram calculadas as contribuições absolutas (C abs) e relativas (C rel) para cada amostra, de acordo com Lu *et al.* (2007). A contribuição absoluta divide entre as parcelas o valor absoluto da diversidade observada, por componente ( $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$ ), e a contribuição relativa padroniza a contribuição absoluta de cada parcela pela média das contribuições absolutas. Um valor positivo na contribuição relativa significa que a contribuição da amostra para a riqueza de espécies é maior do que a média de todas as unidades, enquanto um valor negativo indica uma contribuição abaixo da média.

Em cada mosaico e estrato essas contribuições foram utilizadas em três análises:

- (1) para verificar a contribuição dos tipos de usos para a diversidade alfa e beta total - para isso foi utilizado a soma das contribuições absolutas da diversidade alfa e beta total das amostras de cada tipo de uso;
- (2) para verificar a contribuição de cada parcela na diversidade gama – para isso foi utilizado a contribuição relativa das parcelas para a diversidade gama, que representa a distinção de cada parcela em relação às demais parcelas, ou seja, sua relação com a quantidade de espécies *uniques* (aquelas que ocorrem em apenas uma parcela);

(3) para calcular o índice de valor de conservação dos tipos de usos para a diversidade gama – para isso foi utilizado as contribuições absolutas para a diversidade gama. Esse índice, proposto por Crosby *et al.* (2020), faz uma relação entre a representação proporcional de cada tipo de uso entre as parcelas de alta contribuição na diversidade gama e a representação proporcional entre todas as parcelas, conforme equação 3:

$$\text{Índice de valor de conservação} = \frac{\text{prop}_i \text{ (High)}}{\text{prop}_i \text{ (All)}} \quad (3)$$

onde *High* se refere às parcelas com alta contribuição, ou seja, aquelas acima do terceiro quartil na contribuição absoluta da diversidade gama, e *All* se refere a todas as parcelas, para o tipo de uso de *i*. Se o valor do índice for  $>1$  indica que o tipo de uso apresenta alto valor de conservação, e vice-versa. Um índice = 1 significa que o tipo de uso é neutro em termos de valor de conservação da diversidade.

A relação entre os valores de conservação das florestas maduras e florestas secundárias e a porcentagem de cobertura florestal dos mosaicos também foi investigada através da regressão com valores replicados da variável explicativa.

Todas as análises foram realizadas no software R (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT), considerando a significância de 5%. As curvas de acumulação de espécies, as análises de partição aditiva e de contribuição das amostras foram realizadas utilizando o pacote *Vegan* (OKSANEN *et al.*, 2020); as análises GLM foram realizadas no pacote *lme4* (BATES *et al.* 2020), as regressões no pacote *stats* (The R Stats Package) e para o teste de Tukey foi utilizado o pacote *Multcomp*.

## 4 RESULTADOS

No total foram inventariados 44526 indivíduos pertencentes a 1321 espécies tolerantes à sombra; a maioria dos indivíduos era do estrato inferior (29513) e apenas 6,5% eram do estrato superior (Tabela 3). A maior parte das espécies era arbórea, nos três estratos da vegetação; ervas e lianas predominaram no estrato inferior e as palmeiras estavam bem distribuídas entre os estratos. A quantidade de espécies *uniques* e *singletons* foi alta, entre 33 e 58% e entre 23 e 53%, respectivamente (Tabela 3).

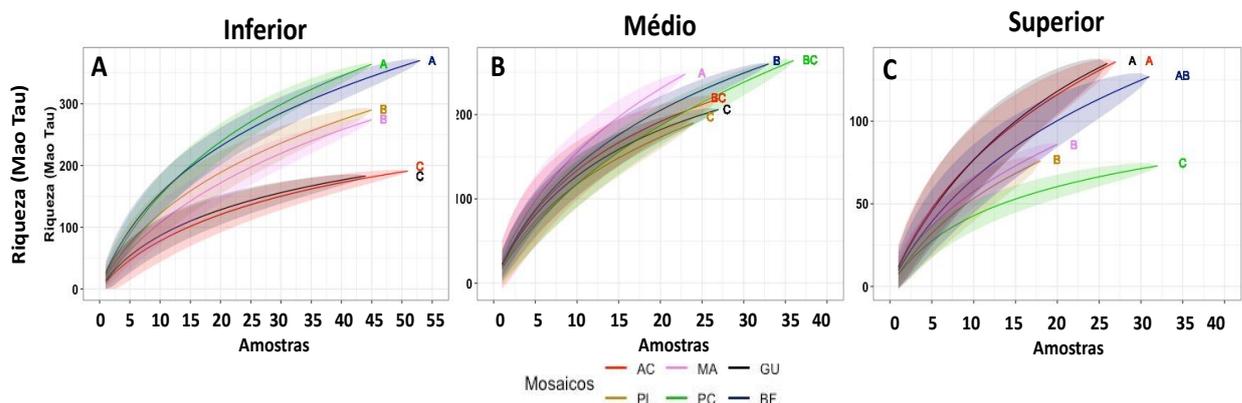
Tabela 3 – Abundância e número de espécie (riqueza) por forma de vida inventariados nos seis mosaicos e nos três estratos estudados na Amazônia Oriental, estado do Pará, Brasil.

| Diversidade              | Estrato  | Mosaicos |       |             |        |         |          |
|--------------------------|----------|----------|-------|-------------|--------|---------|----------|
|                          |          | Acará    | Guamá | Maçaranduba | Pacajá | Benfica | Palmares |
| <b>Indivíduos</b>        | Inferior | 1878     | 2703  | 4107        | 4805   | 11337   | 4683     |
|                          | Médio    | 1325     | 1590  | 1627        | 2435   | 2859    | 2276     |
|                          | Superior | 775      | 573   | 356         | 367    | 637     | 193      |
|                          | Total    | 3978     | 4866  | 6090        | 7607   | 14833   | 7152     |
| <b>Riqueza Total</b>     | Inferior | 191      | 183   | 274         | 364    | 370     | 290      |
|                          | Médio    | 219      | 206   | 248         | 264    | 260     | 190      |
|                          | Superior | 136      | 135   | 86          | 73     | 127     | 76       |
| <b>Riqueza Árvores</b>   | Inferior | 159      | 144   | 168         | 254    | 249     | 175      |
|                          | Médio    | 213      | 200   | 238         | 240    | 224     | 161      |
|                          | Superior | 133      | 133   | 83          | 68     | 120     | 74       |
| <b>Riqueza Ervas</b>     | Inferior | 14       | 19    | 64          | 58     | 61      | 54       |
|                          | Médio    | 0        | 0     | 0           | 0      | 9       | 2        |
|                          | Superior | 0        | 0     | 0           | 0      | 1       | 0        |
| <b>Riqueza Lianas</b>    | Inferior | 12       | 15    | 38          | 44     | 50      | 55       |
|                          | Médio    | 2        | 3     | 5           | 17     | 19      | 22       |
|                          | Superior | 0        | 0     | 0           | 1      | 3       | 0        |
| <b>Riqueza Palmeiras</b> | Inferior | 6        | 5     | 4           | 8      | 10      | 6        |
|                          | Médio    | 4        | 3     | 5           | 7      | 8       | 5        |
|                          | Superior | 3        | 2     | 3           | 4      | 3       | 2        |
| Uniques (%)              | Inferior | 40       | 38    | 51          | 45     | 43      | 48       |
|                          | Médio    | 43       | 38    | 51          | 55     | 44      | 50       |
|                          | Superior | 50       | 48    | 56          | 36     | 51      | 57       |
| Singletons (%)           | Inferior | 25       | 19    | 35          | 31     | 27      | 34       |
|                          | Médio    | 31       | 23    | 37          | 32     | 33      | 0        |
|                          | Superior | 37       | 37    | 41          | 27     | 44      | 52       |

Fonte: O autor (2021).

As curvas de acumulação foram comparadas no menor número de amostras, uma vez que os números de amostras são diferentes entre os mosaicos. No estrato inferior Benfica e Pacajá mostraram maior diversidade gama que Maçaranduba e Palmares, e esses mostram maior diversidade que Guamá e Acará (Figura 5a). No estrato médio, Maçaranduba mostra maior diversidade que Benfica, Pacajá e Acará, que ocupam uma posição intermediária, e as menores diversidades foram apresentadas por Guamá e Palmares (Figura 5b). No estrato superior, Guamá e Acará mostram maiores diversidades, Benfica ocupa uma posição intermediária entre esses mosaicos e Maçaranduba e Palmares, e a menor diversidade foi apresentada por Pacajá (Figura 5c).

Figura 5 - Curvas de acumulação de espécies (Mao Tao) por amostra que comparam os seis mosaicos em cada estrato inventariado (inferior, médio e superior). Letras diferentes indicam diferença significativa entre mosaicos considerando os intervalos de confiança a 95%; como cada mosaico apresenta diferentes números de amostras, a comparação ocorreu no final do mosaico com menor número de amostras (44, 23 e 18 amostras nos estratos inferior, médio e superior, respectivamente).



Fonte: O autor (2021).

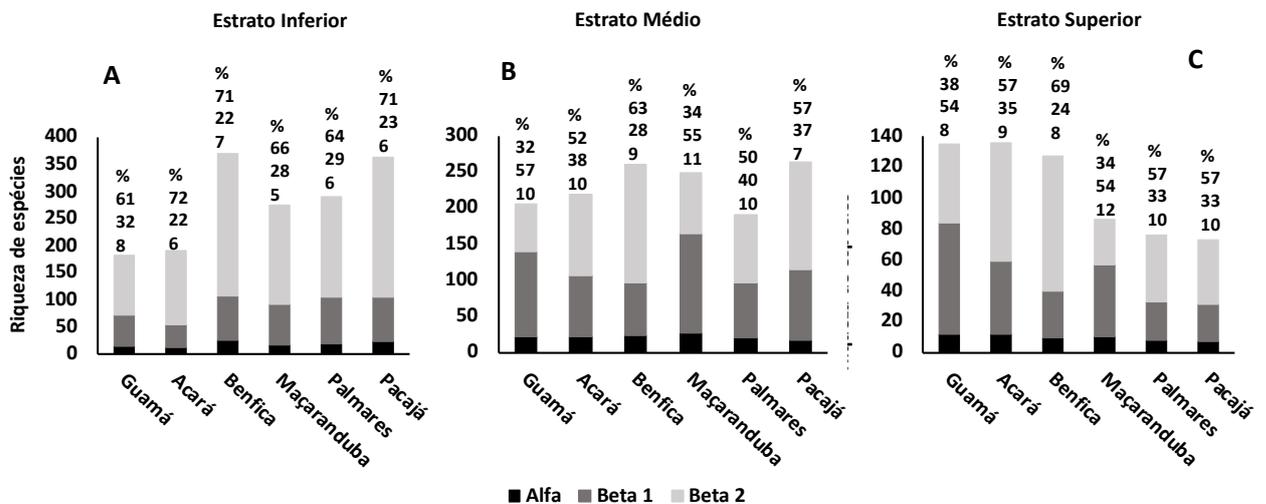
#### 4.1 Particionamento da diversidade entre os mosaicos e estratos

A partição da diversidade mostrou valores observados de  $\alpha$  e  $\beta_1$  menores que o esperado e valores observados de  $\beta_2$  maiores que o esperado; apenas  $\beta_1$  do estrato superior dos mosaicos não apresentou significância entre os valores observados e esperados (Apêndice 1). Todos os mosaicos mostram baixos valores de  $\alpha$  e altos valores de  $\beta_2$  nos três estratos (Figura 6a), exceto nos estratos médio e superior de Maçaranduba e Guamá que apresentaram maior  $\beta_1$  que  $\beta_2$  (Figura 6).

A variância explicada pelos modelos GLM foram de 76,61%, 51,25% e 94,50% para  $\alpha$ ,  $\beta_1p$  e  $\beta_2p$ , respectivamente (Tabela 4). A diversidade  $\alpha$  mostrou diferença apenas entre os estratos; o estrato médio apresentou o maior valor e o estrato superior o menor valor (Figura 7a).  $\beta_1p$  mostrou diferenças entre os mosaicos e os estratos (Tabela 4); o valor de  $\beta_1p$  aumenta do estrato inferior para o superior. Seguindo o mesmo padrão apresentado na partição da diversidade, os mosaicos de Guamá e Maçaranduba tiveram os maiores valores de  $\beta_1p$ , e o menor valor foi apresentado pelo mosaico de Benfica (Figura 7).

A chuva foi o único fator que influenciou na diversidade  $\beta_2p$  (Tabela 4), com os valores de  $\beta_2p$  diminuindo com o aumento da pluviosidade anual (Equação:  $\beta_2p = 0,39985853 - 0,00009222 * \text{Chuva}$ ;  $F_{1,16} = 5,017$ ;  $p = 0,039$ ;  $R^2 = 66,5\%$ ; Figura 8).

Figura 6 - Diversidade total observada ( $\gamma$ ) por mosaico no estrato inferior (A), médio (B) e superior (C) usando o método de partição aditiva. Os valores gama ( $\gamma$ ) são representados pela linha superior de cada barra. As porcentagens de  $\alpha$ ,  $\beta_1$  e  $\beta_2$  em relação ao  $\gamma$  são fornecidas acima de cada barra.



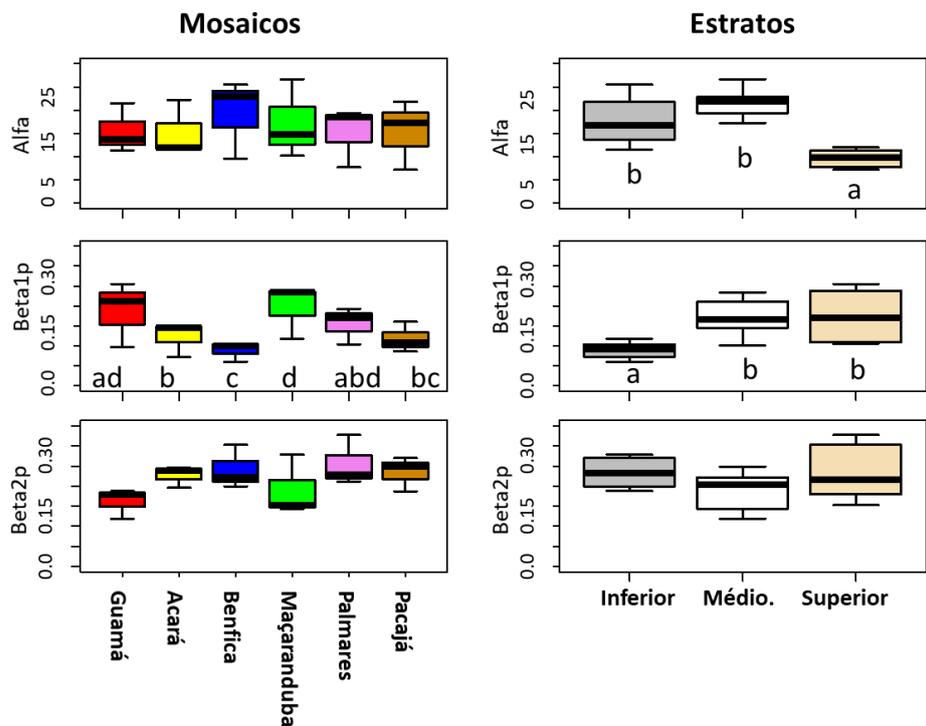
Fonte: O autor (2021).

Tabela 4 – Resultados dos Modelos Lineares Generalizados aplicados sobre a diversidade de plantas tolerantes à sombra observada ( $\alpha$ ,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ) considerando os fatores mosaico, estrato, número de tipos de usos, chuva, meses de seca e cobertura florestal. Número de amostra = 18.

| <b>Fator</b>                              | <b><math>\chi^2</math></b> | <b>p-valor</b> |
|---|----------------------------|----------------|
| Diversidade- $\alpha$ ( $R^2= 76,61\%$ )  |                            |                |
| Mosaico                                   | 0,143                      | 0,808          |
| Estrato                                   | 1,939                      | < 0,001        |
| Número de tipos de usos                   | 0,452                      | 0,053          |
| Chuva                                     | 2,713                      | 0,859          |
| Meses de seca                             | 2,709                      | 0,809          |
| Cobertura florestal                       | 2,675                      | 0,595          |
| Diversidade- $\beta_1$ ( $R^2= 94,59\%$ ) |                            |                |
| Mosaico                                   | 1,352                      | < 0,001        |
| Estrato                                   | 1,484                      | < 0,001        |
| Número de tipos de usos                   | 0,140                      | 0,227          |
| Chuva                                     | 2,911                      | 0,477          |
| Meses de seca                             | 2,998                      | 0,952          |
| Cobertura florestal                       | 2,985                      | 0,783          |
| Diversidade- $\beta_2$ ( $R^2= 51,25\%$ ) |                            |                |
| Mosaico                                   | 0,425                      | 0,173          |
| Estrato                                   | 0,160                      | 0,235          |
| Número de tipos de usos                   | 0,556                      | 0,926          |
| Chuva                                     | 0,860                      | 0,020 *        |
| Meses de seca                             | 1,141                      | 0,942          |
| Cobertura florestal                       | 1,129                      | 0,661          |

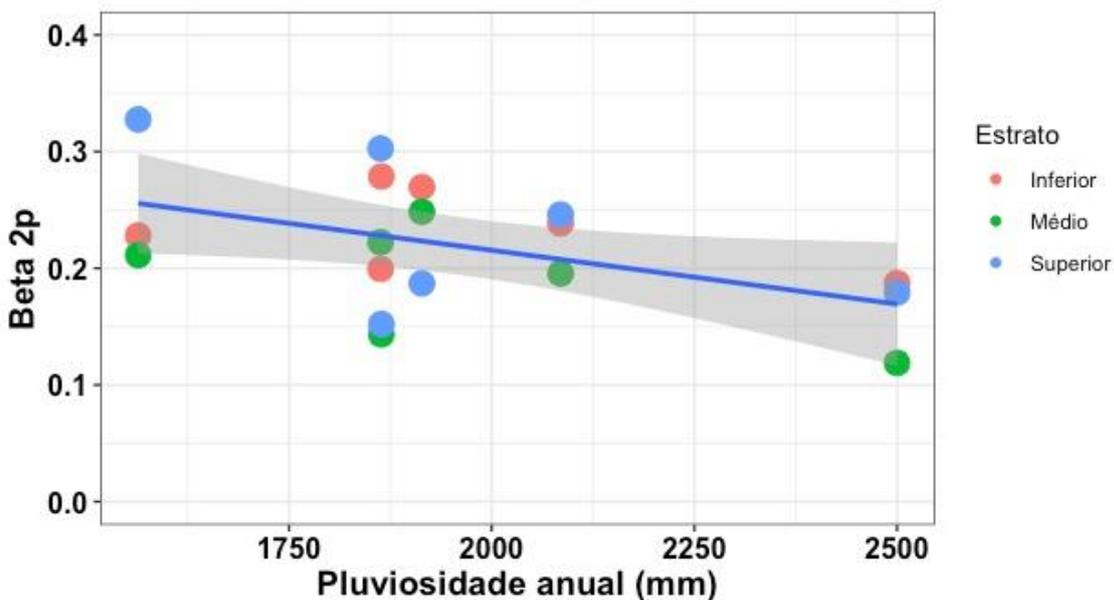
Fonte: O autor (2021).

Figura 7– Valores da diversidade  $\alpha$ ,  $\beta_{1p}$ ,  $\beta_{2p}$  observadas na partição aditiva das plantas tolerantes à sombra encontradas nos três estratos (inferior, médio e superior) dos seis mosaicos estudados na Amazônia Oriental.



Fonte: O autor (2021).

Figura 8 – Correlação entre os valores de pluviosidade anual e a diversidade  $\beta_{2p}$ .



Fonte: O autor (2021).

## **4.2 Contribuição dos tipos de uso para a diversidade alfa e beta**

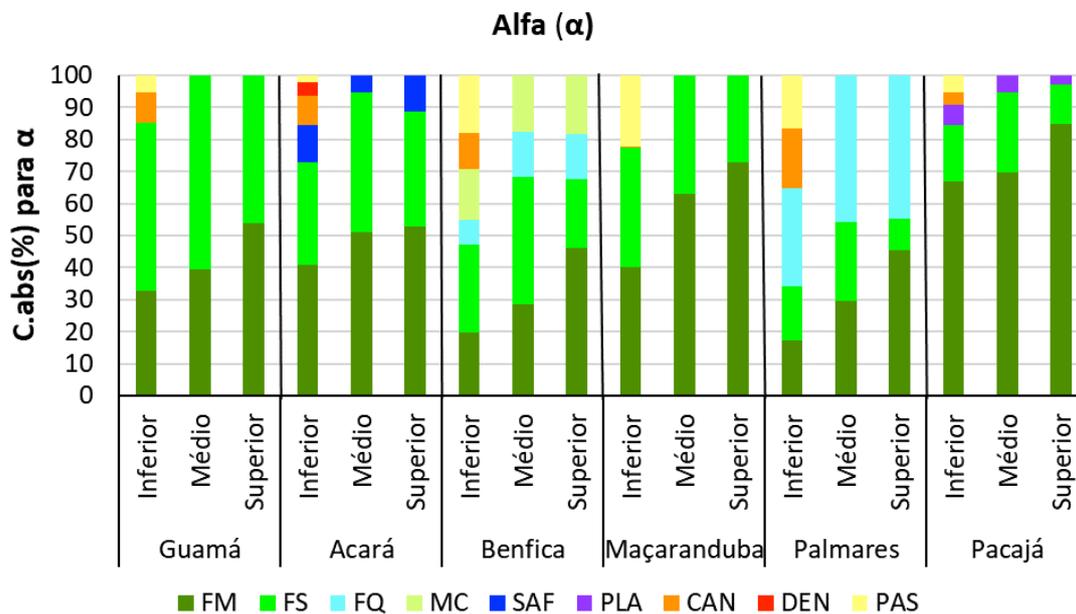
Os tipos de uso do solo que apresentaram maior contribuição para a diversidade alfa e beta foram florestas maduras, seguidos por florestas secundárias (Figura 9 e 10). No mosaico do Guamá, em todos os estratos as florestas secundárias contribuíram mais para a diversidade alfa do que as florestas maduras (Figura 9). No estrato inferior de Benfica e Maçaranduba a contribuição das florestas secundárias para a diversidade beta foi maior que as florestas maduras; isso também se repetiu no estrato médio de Benfica (Figura 10).

Em Palmares as florestas queimadas foram o tipo de uso com maior contribuição tanto para a diversidade alfa quanto para beta, nos três estratos da vegetação (Figura 9 e 10).

## **4.3 Contribuição relativa das parcelas**

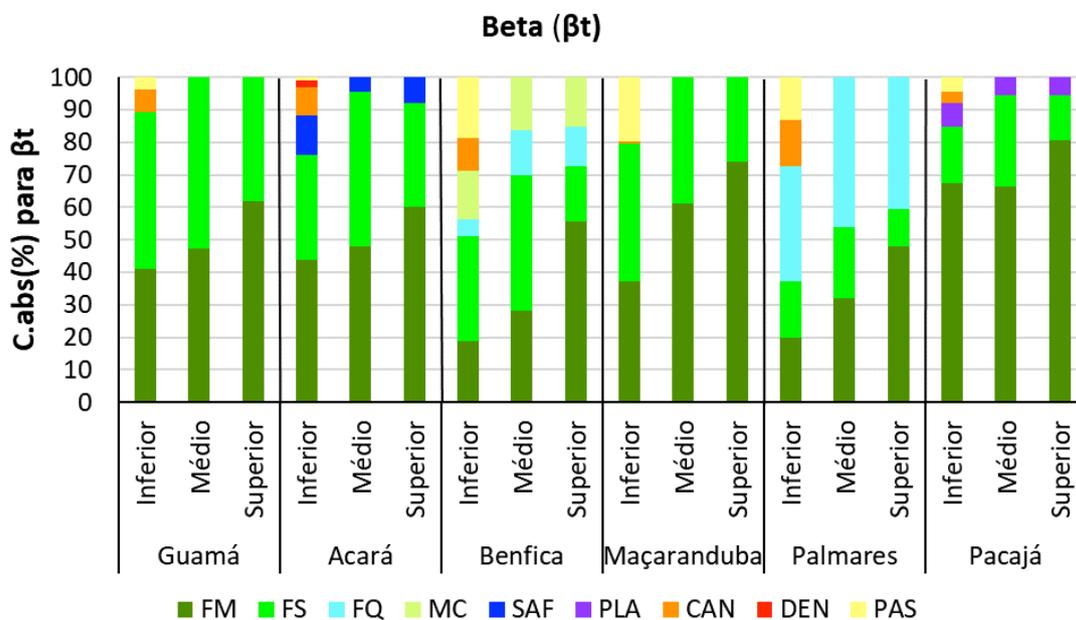
Em todos os mosaicos e três estratos, é possível observar que (1) o valor da contribuição relativa varia muito entre as parcelas e (2) as parcelas das florestas maduras e secundárias apresentam, em geral, as maiores contribuições para a diversidade gama; (3) no estrato inferior de Benfica, houve parcelas de pasto e roças que contribuíram mais do que algumas parcelas de florestas (maduras, secundárias ou ciliar); (4) também em Benfica, nos estratos médio e superior, algumas parcelas de floresta queimada tiveram maior contribuição do que as florestas maduras ou secundárias; (5) algumas parcelas de floresta queimada também se destacaram no mosaico de Palmares, principalmente nos estratos inferior e médio, apresentando valores mais altos do que as florestas maduras e secundárias (Figura 11).

Figura 9 – Valores da contribuição absoluta (%) dos tipos de uso para a diversidade Alfa ( $\alpha$ ), nos estratos Inferior, Médio e Superior.



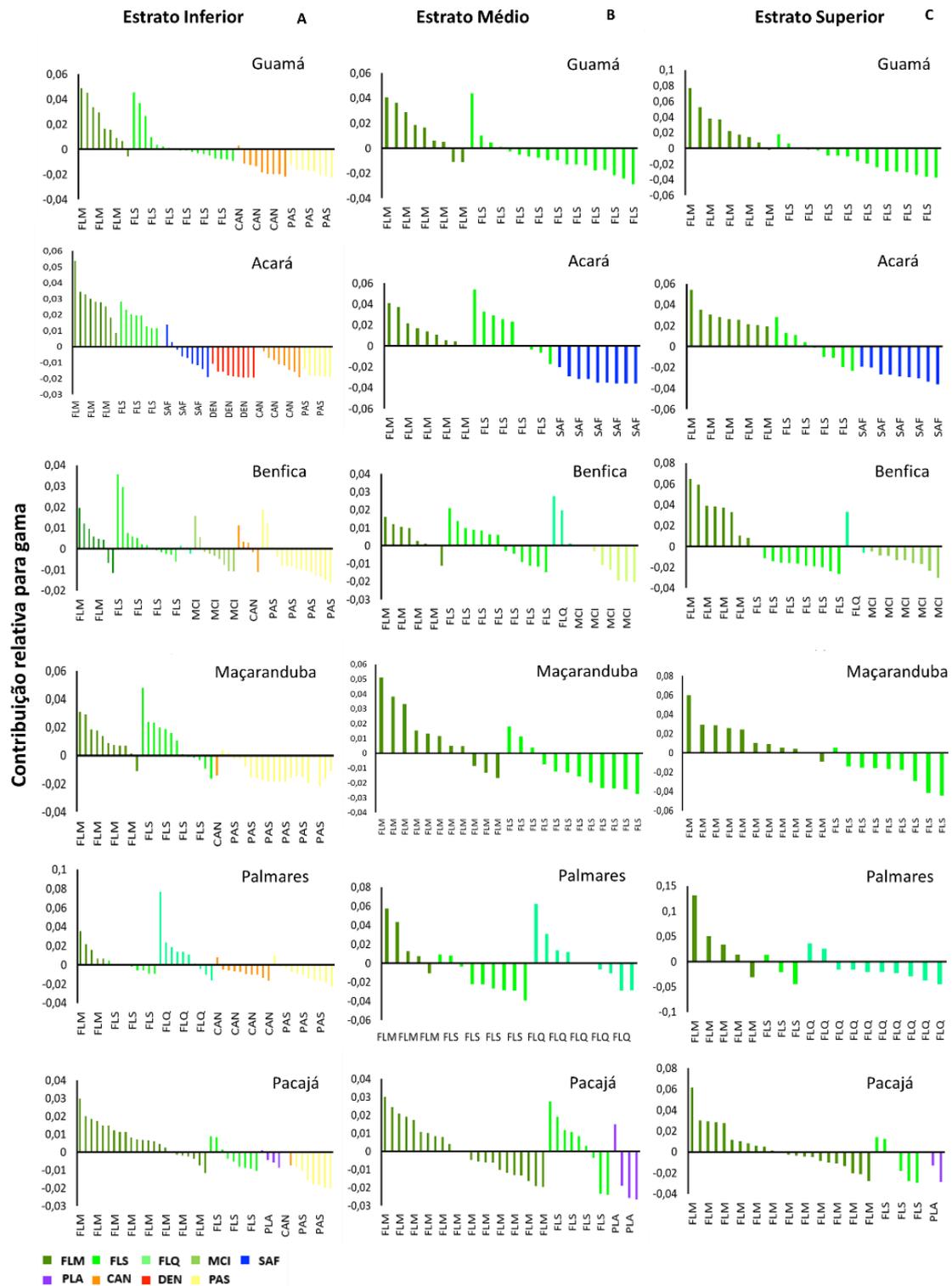
Fonte: O autor (2021).

Figura 10 – Valores da contribuição absoluta (%) dos tipos de uso para a diversidade Beta total ( $\beta_t$ ), nos estratos Inferior, Médio e Superior.



Fonte: O autor (2021).

Figura 11 – Contribuição relativa das parcelas para a diversidade gama dos mosaicos, nos estratos inferior (A), médio (B) e superior (C).

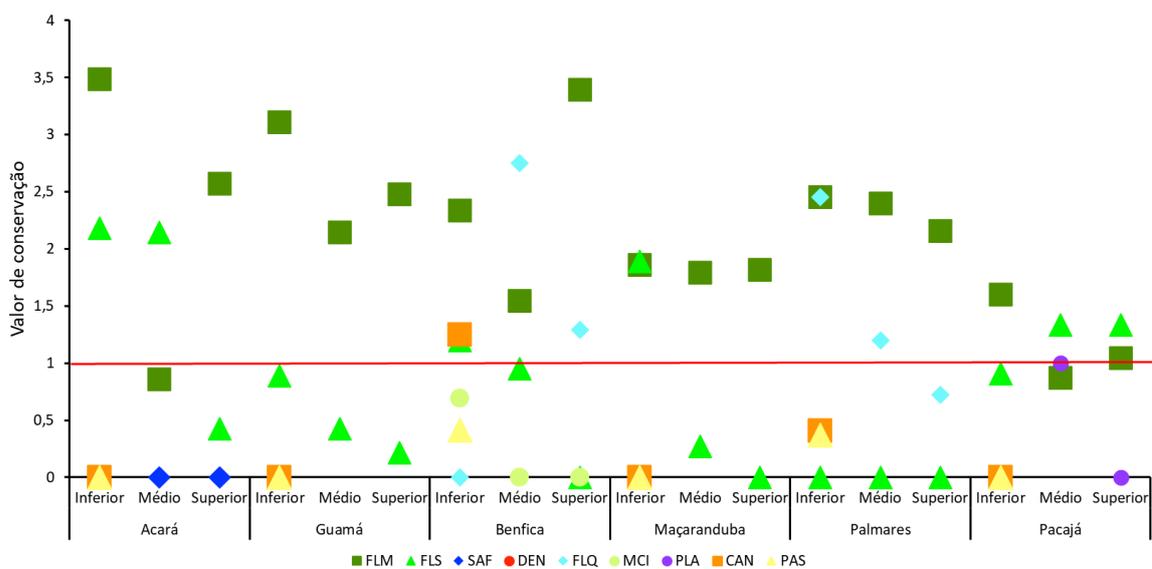


Fonte: O autor (2021).

#### 4.4 Valor de conservação dos tipos de uso para a diversidade gama

De modo geral, o valor de conservação dos tipos de uso para a diversidade gama seguiu os mesmos padrões encontrados para os valores de contribuição para a diversidade beta, com as florestas maduras apresentando maior valor de conservação, seguidas pelas florestas secundárias. Em alguns casos, no entanto, as florestas secundárias apresentaram valores de conservação bem abaixo de 1, como no estrato superior de Acará e Benfica, nos estratos médio e superior de Guamá e Maçaranduba, e em todos os estratos do mosaico de Palmares, onde o valor de conservação das florestas secundárias foi igual a 0 (Figura 12). As florestas queimadas apresentaram valor de conservação  $> 1$  nos estratos médio e superior de Benfica, e nos estratos inferior e médio de Palmares. Ainda no mosaico de Palmares, apesar de apresentarem valor de conservação  $< 1$  no estrato superior, as florestas queimadas tiveram valores maiores do que as florestas secundárias. Os demais tipos de usos apresentaram valores de conservação muito baixos. Porém, o cultivo anual no estrato inferior de Benfica apresentou valor de conservação acima de 1, juntando-se às florestas secundárias e ficando bem próximo das florestas maduras do estrato médio (Figura 12).

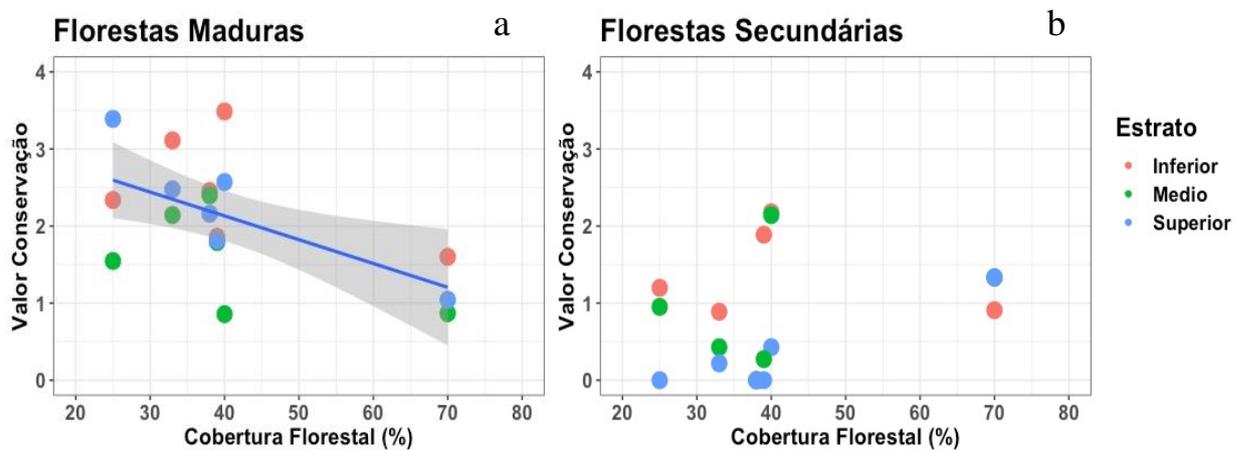
Figura 12 – Valor de conservação da diversidade dos diferentes tipos de usos da terra, nos seis mosaicos (Acará, Guamá, Benfica, Maçaranduba, Palmares e Pacajá) e três estratos da vegetação (Inferior, Médio e Superior).



Fonte: O autor (2021).

O valor de conservação das florestas maduras diminui com o aumento da porcentagem de cobertura florestal (Equação:  $3,36869 - 0,03091 * \text{CoberturaFlorestal} (\%)$ ;  $F_{1, 16} = 7,866$ ;  $p = 0,039$ ;  $R^2 = 81,9\%$ ; Figura 13a). Já para as florestas secundárias não houve relação entre o valor de conservação e a porcentagem de cobertura florestal ( $F_{1, 16} = 1,271$ ;  $p = 0,2763$ ;  $R^2 = 15,9\%$ ; Figura 13b).

Figura 13 – Correlação entre os valores de conservação das florestas maduras (a) e secundárias (b) e a cobertura florestal (%).



Fonte: O autor (2021).

## 5 DISCUSSÃO

Este estudo apresenta uma primeira avaliação regional da resposta de cada componente da diversidade de plantas tolerantes à sombra em mosaicos agrícolas da Amazônia Oriental, considerando três estratos de cobertura vegetal em separado. Além de comparar vários mosaicos e estratos, a abordagem aqui adotada é uma novidade na análise de diversidade de plantas na Amazônia. Proposto por Lu *et al.* (2007), essa abordagem trata os componentes da diversidade como índices de especificidade de habitat (WAGNER & EDWARDS, 2001), que são decompostos em componentes da diversidade dentro de uma estrutura aditiva, assim as parcelas são descritas de acordo com a contribuição dada a cada componente da diversidade.

Halvorsen & Edvardson (2009) foram os primeiros a defender tal abordagem, analisando a diversidade de plantas em paisagens agrícolas no sudeste da Noruega; posteriormente também foi utilizada na análise da diversidade de *Cactus* dos campos sulinos brasileiros (SARAIVA *et al.*, 2015) e aves no oeste da Península Superior de Michigan, EUA (CROSBY *et al.*, 2020). Esse último autor também propôs a fórmula para o índice do valor de conservação, utilizado neste trabalho para avaliar dos diferentes tipos de usos da terra.

### 5.1. Os componentes da diversidade

O componente beta (seja dentro ou entre os tipos de usos) foi o mais importante para a diversidade, em todos os estratos e mosaicos analisados; sendo que a diversidade alfa representa apenas cerca de 8% da diversidade gama. Tanto na diversidade alfa quanto na  $\beta_1$  (entre as parcelas) o valor observado na partição foi menor que o esperado, e o inverso foi encontrado na diversidade  $\beta_2$ , isso significa que  $\beta_2$  é a escala que promove a diversidade dos mosaicos. Esses resultados devem estar relacionados ao pequeno tamanho da parcela amostral e à maior homogeneidade ambiental dentro e entre amostras de um mesmo tipo de uso e as grandes diferenças entre os tipos de usos.

É bem conhecido na literatura que a riqueza aumenta com o tamanho da amostra (MAGURRAN, 1988; GASTON & LAWTON, 1990; RIBEIRO *et al.*, 2007), infelizmente a maioria das 18 situações analisadas não mostraram uma estabilização na curva de acumulação das espécies. Contudo, acreditamos que isso não prejudicou os resultados, uma vez que este tipo de efeito de amostragem é levado em consideração no

procedimento de randomização da partição (CHANDY *et al.*, 2006). Adicionalmente, existem padrões que se repetem entre os mosaicos e os estratos. Por exemplo, a distribuição das espécies não é randômica em todas as situações analisadas, o que destaca: (1) a independência do padrão de distribuição das espécies para os resultados encontrados (HEYDARI *et al.*, 2021) e (2) as preferências ambientais de muitas espécies, que se encontram com alta abundância em algumas parcelas ou em determinados tipos de usos, o que as tornam agrupadas nesses locais. Preferência ambiental é também encontrada nas espécies florestais de áreas não perturbadas, até mesmo nas espécies muito abundantes (TER STEEGE *et al.*, 2013; DRAPER *et al.*, 2019).

Em paisagens modificadas pelo homem, a modificação do ambiente para diferentes tipos de usos da terra é acompanhada por fortes diferenças ambientais entre os tipos de usos (GIMALDI *et al.*, 2014; LAVELLE *et al.*, 2016) e isso influencia a diversidade (SOLAR *et al.*, 2015; ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2017; MANGUEIRA *et al.*, 2021). A diversidade local diminui em função da maior homogeneização das parcelas e aumenta a participação da diversidade  $\beta_1$  e  $\beta_2$ , ou seja, das espécies raras (ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2013; PÜTTKER *et al.*, 2015). As diferenças entre os tipos de uso prevaleceram, uma vez que em 78% das situações analisadas o  $\beta_2$  foi o principal componente da diversidade. Contudo, diferenças ambientais dentro dos tipos de usos podem às vezes ocorrer como revelado pela maior participação de  $\beta_1$  que  $\beta_2$  nos estratos médio e superior dos mosaicos Guamá e Maçaranduba.

Embora a participação de cada componente da diversidade tenha sido bem homogênea entre todas as 18 análises realizadas, os valores de alfa e  $\beta_1$  mudam entre os estratos, mas a principal diversificação florística ( $\beta_2$ ) não muda entre eles. Era esperado o efeito da estratificação sobre a partição da diversidade pois os fatores bióticos e abióticos variam ao longo do gradiente vertical da vegetação, por isso os estratos são considerados como comunidades diferentes (ULYSHEN, 2011). A maior diversidade alfa no estrato inferior decorre das diferentes formas de vida encontradas nesse estrato, muito embora as espécies arbóreas tenham prevalecido em todos os estratos. É muito relevante o fato de que as espécies florestais possam sobreviver à mudanças de uso terra e sua presença nos estratos inferiores representa o potencial de regeneração dos mosaicos agrícolas (DO VALE *et al.*, 2015; ARROYO-RODRÍGUES *et al.*, 2017), o que fornece uma vantagem competitiva durante a regeneração florestal (CHAZDON, 2012). Esse potencial de regeneração é bem espalhado dentro de um mesmo tipo de uso, o que faz com que haja uma menor diversidade  $\beta_1$  no estrato inferior. Vários estudos têm mostrado

o potencial de regeneração de espécies florestais nos mais diferentes tipos de uso da terra, como em roças e pastagens (D'ORANGEVILLE *et al.*, 2008; VOJTA & DRHOVSKÁ, 2012), SAFs (VALENCIA *et al.*, 2016; MARCONI & ARMENGOT, 2020) e em especial nas florestas secundárias (VIEIRA & PROCTOR, 2007; CHAZDON *et al.*, 2009; ELIAS *et al.*, 2020). Esse potencial é afetado pela frequência e histórico das perturbações e pelo tempo desde a última perturbação (MITJA *et al.*, 2008, 2010; MIRANDA *et al.*, 2009; KUHMAN *et al.*, 2011).

O estrato médio representa uma situação intermediária entre o estrato inferior e o superior, a diversidade alfa do estrato médio é similar ao estrato inferior; enquanto a diversidade  $\beta 1$  é similar ao estrato superior. Não existe um estudo com o mesmo nível de refinamento na estratificação para podermos comparar, mas parece haver um gradiente de fatores atuando entre os estratos inferior e superior. Por um lado, a homogeneização ambiental que justifica os baixos valores de alfa parece atuar até o estrato médio; por outro lado, as fortes diferenças ambientais entre os tipos de usos aproximam o estrato médio do estrato superior, inclusive a própria presença do estrato médio, que na maioria dos casos, está relacionado com a presença do estrato superior (vide número de amostras bem similares).

Os valores do componente  $\beta 1$  foram os únicos que mudaram entre os mosaicos. Como  $\beta 1$  revela a riqueza de espécies confinadas a um só tipo de uso, com participação em mais de uma parcela naquele tipo de uso, esse resultado está relacionado às diferenças dos tipos de usos encontrados em cada mosaico, especialmente aqueles que existem em um só mosaico, como os SAFs e os plantios arbóreos, encontrados apenas nos mosaicos do Acará e Pacajá, respectivamente. Na escala da paisagem o tipo de cobertura vegetal existente é um importante item de sua estrutura (FORMAN & GORDON, 1986) e essa cobertura está ligada aos tipos de uso da terra. Os tipos de uso da terra são uma consequência da governança regional, consistindo em sistemas produtivos que caracterizam as paisagens, conhecidos como sistemas de uso da terra (VERBURG *et al.*, 2015). Muitas vezes esses sistemas são estimulados por políticas públicas, como visto em Benfica (LAQUES *et al.*, 2012), Maçaranduba, Palmares e Pacajá (LAVELLE *et al.*, 2016) e na região onde está localizado o mosaico do Acará (ALMEIDA *et al.*, 2020),

Embora os sistemas de uso da terra tenham influenciado  $\beta 1$ , não influenciaram  $\beta 2$ , sendo esse componente influenciado negativamente pela quantidade total de precipitação. Muitos trabalhos relacionam a mudança de espécies entre regiões, mas a riqueza contida em  $\beta 2$  é pouco estudada. Em ambientes naturais não perturbados a riqueza alfa (TER

STEEGE *et al.*, 2003) e beta (TER STEEGE *et al.*, 2006; MARCILIO-SILVA *et al.*, 2017; ANDINO *et al.*, 2021) tem sido relacionada a fatores climáticos, mesmo com tipos vegetacionais bem distintos. Segundo Kraft *et al.* (2011) diferenças climáticas não são significativas após corrigir a beta diversidade em função da diversidade gama; o  $\beta 2$  utilizado neste estudo foi corrigido, embora o método de correção foi diferente daquele utilizado por Kraft *et al.* (2011).

Diferenças em  $\beta 2$  entre paisagens localizadas em climas diferentes também foi mostrado por Heydari *et al.* (2021), mas esse autor destacou a enorme significância do manejo aplicado às áreas tanto para as plantas herbáceas quanto para as arbóreas, como sendo mais importantes que as diferenças climáticas.

A diversidade  $\beta 2$  representa as espécies *uniques*, encontradas em uma só parcela; essas espécies constituem um grupo que mostra alta resiliência diante da perda de habitat. Em áreas com mais chuva a sobrevivência das espécies deve ser maior e elas acabam ocorrendo em mais parcelas, conseqüentemente saindo desse grupo de espécies. Um estudo mais detalhado sobre essas espécies deve ser prioritário para planos de recuperação de muitas áreas já degradadas encontradas dentro desses mosaicos. Adicionalmente, conhecer mais detalhadamente a história biogeográfica da região pode ajudar a entender as diferenças entre  $\beta 2$ . Os mosaicos estudados parecem ocupar duas regiões de endemismo (região de Belém e região do Xingu), como proposto por Silva *et al.* (2005), mas apenas uma região fitogeográfica, como proposto por Silva-Souza & Souza (2020).

## 5.2. A contribuição relativa das parcelas

O valor da contribuição relativa das parcelas de um tipo de uso varia dentro do mosaico e entre os estratos. Apesar de as florestas maduras e secundárias apresentarem geralmente as maiores contribuições relativas, parcelas de outros tipos de usos, como pastos e roças do estrato inferior de Benfica, contribuíram mais do que as florestas. A abordagem de contribuição relativa das parcelas foi proposta por Lu *et al.* (2007) como um índice de especificidade de habitat, ou seja, indica que as espécies dependem em certo grau de elementos espaciais individuais dentro da paisagem.

Essa variação na contribuição das parcelas mostra que, mesmo dentro de um único tipo de uso do solo existem fatores que influenciam e aumentam a heterogeneidade das parcelas. Em nosso caso, um dos principais fatores a ser considerado é a decisão de manejo adotado pelo agricultor, que varia muito entre os mosaicos. Essas decisões

incluem, por exemplo, a forma de preparo do solo, as espécies cultivadas, mecanização, intensidade de capina, entre outros, e são influenciadas, por exemplo, pelo acesso a mercados, crédito e assistência técnica (GRIMALDI *et al.*, 2014).

É importante considerarmos também os fatores ambientais naturais que influenciam a escala da parcela, diferenciando-as mesmo dentro de um mesmo tipo de uso, como por exemplo, a distância entre os pontos de coleta, as condições do solo e disponibilidade de luz, competição, recrutamento, entre outros (ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2017). Além da heterogeneidade ambiental, as limitações na dispersão também podem estar causando distribuições não homogêneas de espécies entre as parcelas.

### **5.3. A contribuição dos tipos de usos e seu valor para a conservação**

Os resultados encontrados neste estudo reforçam a importância dos mosaicos agrícolas na manutenção de uma quantidade de espécies florestais, de forma a impactar a conservação dessas espécies (BENNET *et al.*, 2006; ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2020; MIRANDA *et al.*, 2021). A novidade desse estudo é no sentido de quantificar a contribuição de cada tipo de uso para cada componente da diversidade e traduzir essa contribuição em um índice de valor de conservação. Nesse sentido, alguns resultados merecem destaque.

Os padrões de contribuição dos tipos de uso do solo não mostraram diferenças significativas entre os componentes da diversidade, embora esses componentes sejam bastante diferentes como mostrado acima. A porcentagem similar da diversidade alfa e beta entre um mesmo tipo de uso existente em Maçaranduba, Pacajá e Palmares já tinha sido mostrado por Do Vale *et al.* (2017), aqui estendemos também para os mosaicos do Acrá, Guamá. Esse padrão pode estar relacionado ao total de espécies que cada tipo de uso consegue manter; assim, é necessária uma análise mais detalhada da diversidade gama em cada tipo de uso. Entender esse padrão e verificar se realmente se repete em outras regiões pode indicar que não há necessidade de decompor a diversidade para alcançar o valor de conservação em cada tipo de uso; isso facilitaria o planejamento de ações voltadas para a conservação nos mosaicos agrícolas.

As diferenças observadas tanto na contribuição das parcelas quanto nos tipos de uso entre os mosaicos provavelmente estão relacionadas às características de pequena escala que adicionam heterogeneidade e que não foram representadas pelos fatores aqui estudados (CROSBY *et al.*, 2020). As decisões de manejo tomadas pelo agricultor, por

exemplo, fazem com que os mosaicos sejam heterogêneos, o que afeta as respostas dos componentes da diversidade, como mostrado por Heydari *et al* (2021). Isso explica o valor de conservação acima de 1 apresentados pelos cultivos anuais em Benfica e pelas florestas queimadas em Benfica e Palmares. A maioria dos pastos e roças de Benfica foram inventariados logo após a derrubada da floresta e por isso ainda continham muitas espécies florestais; da mesma forma, as florestas queimadas de Benfica e Palmares tinham passado apenas por um evento de fogo, e como não perderam os estratos médio e superior ainda continham muitas espécies florestais. Contudo, vários estudos mostram que o número de espécies florestais diminui ao longo do tempo nessas duas situações. Nos pastos e roças, o número de espécies também depende da proximidade de áreas florestais e do manejo implantado na área (MITJA *et al.*, 2008, 2010) e nas florestas queimadas, dependem da frequência de fogo (KENNARD *et al.*, 2002; BARLOW & PERES, 2008).

Contrário ao esperado, os tipos de usos mais amigáveis, como os SAF e os plantios arbóreos, contribuíram pouco para a diversidade alfa e beta e apresentaram baixo valor de conservação. Esses resultados podem ser explicados pela alta similaridade que esses usos possuem com as florestas; em Pacajá, Do Vale *et al.* (2020) mostrou que os plantios arbóreos compartilham grande número de espécies com as florestas maduras. A abordagem tratada neste estudo se restringe à riqueza de espécies, sendo necessário também considerar outros aspectos da diversidade, como a abundância de cada espécie nos tipos de usos. Muitos estudos mostram a importância dos tipos de usos amigáveis, como SAF e plantios arbóreos no sentido de aumentar a conservação das espécies florestais nos mosaicos agrícolas, uma vez que aumenta a alta qualidade da matriz oferecendo mais recursos, maior conectividade entre as manchas florestais e amortece os efeitos de borda negativos (ARROYO-RODRIGUEZ *et al.*, 2020). Por isso, os valores de conservação desses tipos de usos não podem ser analisados isoladamente.

A soma das contribuições absolutas dos tipos de usos, assim como o índice do valor de conservação, confirma o valor dos fragmentos de florestas maduras e das florestas secundárias para a manutenção das espécies florestais nos mosaicos agrícolas. Esses resultados eram esperados uma vez que florestas maduras é o habitat das espécies analisadas, servindo neste estudo com um controle para estabelecer as comparações. Além disso, a diversidade das florestas maduras frente aos demais tipos de usos é devido a um enriquecimento gradual que ocorre durante a sua formação da floresta; esse crescimento é acompanhado de um aumento na complexidade estrutural e funcional, incluindo a estratificação (CHAZDON, 2012). Nesse mesmo sentido, as florestas

secundárias apresentam um comportamento de transição entre os ambientes natural e antrópico, que está diretamente relacionado ao processo de sucessão florestal (BARLOW *et al.*, 2007; DO VALE *et al.*, 2015, 2018). É importante manter áreas de florestas maduras e secundárias dentro das paisagens modificadas pelo homem, pois esses tipos de uso atuam como fonte de espécies que se propagam nas áreas cultivadas, além de servirem como corredores que conectam as unidades de conservação (SOLAR *et al.*, 2016; ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2017, 2020; MIRANDA *et al.*, 2021).

O valor de conservação das florestas maduras e florestas secundárias é inquestionável, mas a resposta desse valor frente à perda de habitat florestal foi diferente entre esses tipos florestais. O valor de conservação das florestas maduras decresce com o aumento da porcentagem de cobertura vegetal no mosaico, ou seja, quanto menor área florestal tiver o mosaico maior é o valor de conservação de suas florestas maduras, já as florestas secundárias não mudam o seu valor de conservação. O resultado apresentado pelas florestas maduras está relacionado com a qualidade da matriz, como sugerido por Boesing *et al.* (2018) e reforçado por Arroyo-Rodríguez *et al.* (2020), o que ressalta a necessidade de manejar a paisagem dos mosaicos agrícolas. Arroyo-Rodríguez *et al.* (2020) recomendaram paisagens contendo  $\geq 40\%$  de cobertura florestal, com cerca de 10% em um fragmento de floresta muito grande e os 30% restantes em muitos fragmentos menores uniformemente dispersos.

O valor de conservação das florestas secundárias não apresentou correlação significativa com a porcentagem de cobertura florestal; esse comportamento as distingue das florestas maduras. Por um lado, esse resultado mostra certa estabilidade do valor de conservação das florestas secundárias, independente da matriz em que está inserida. Por outro lado, deve ser considerado que neste trabalho não houve distinção entre idades, histórico de uso, ou outras variáveis importantes que diferenciam as florestas secundárias. Todas as florestas secundárias foram unidas em uma só categoria, e isso pode ter influenciado esse resultado, aumentando a variação da contribuição de suas parcelas para a diversidade. Nos mosaicos de Maçaranduba, Pacajá e Palmares a riqueza de espécies das florestas secundárias jovens é bem menor que as florestas velhas, e essas últimas mostram similar riqueza com as florestas maduras (DO VALE *et al.* 2015, 2017, 2018). Por isso, uma análise mais detalhada sobre o índice de valor de conservação, como utilizado neste trabalho, ajudaria a entender melhor o comportamento encontrado; em especial deve ser considerado os diferentes tipos de florestas secundárias existentes nos

mosaicos agrícolas e sua relação com as métricas de qualidade da matriz, como aquelas estudadas por Boesing *et al.* (2018) e Arroyo-Rodríguez *et al.* (2020).

## 6 CONCLUSÕES

O uso da abordagem aqui adotada, seguindo Lu *et al.* (2007), para medir a contribuição de cada parcela aos componentes da diversidade, e Crosby *et al.* (2020), para calcular o índice de valor de conservação dos tipos de usos, permitiu bons resultados, de forma que recomendamos essa abordagem em avaliações futuras, inclusive para confirmar os padrões encontrados. Em resumo, a avaliação dos componentes de riqueza alfa,  $\beta_1$  e  $\beta_2$  de plantas tolerantes à sombra aqui analisados mostraram padrões claros em alfa e  $\beta_2$ , e que  $\beta_1$  é mais dependente dos tipos de usos do solo encontrados nos mosaicos agrícolas. Entre os fatores testados a riqueza alfa respondeu apenas aos estratos,  $\beta_1$  respondeu aos mosaicos e estratos e  $\beta_2$  respondeu apenas à quantidade de precipitação anual. As contribuições das parcelas e dos tipos de uso diferem entre os componentes da diversidade, e estes entre mosaicos e estratos, conseqüentemente o valor de conservação também difere, O valor de conservação das florestas maduras é influenciado pela porcentagem de cobertura florestal dos mosaicos, mas o valor de conservação das florestas secundárias não depende dessa cobertura.

## 7 REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A.S.; VIEIRA, I.C.G.; FERRAZ, S.F.B. Long-term assessment of oil palm expansion and landscape change in the eastern Brazilian Amazon. **Land Use Policy**, v. 90, p. 104321, 2020.
- ALMEIDA-NETO, M.; FRENSEL, D. M. B.; ULRICH, W. Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 772-777, 2011.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. D. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ALVINO, F. D. O.; SILVA, M. F. F. D.; RAYOL, B. P. Potencial de uso das espécies arbóreas de uma floresta secundária, na Zona Bragantina, Pará, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 35, p. 413-420, 2005.
- AMARAL-SILVA, J.; RÉDUA, S.; SEOANE, C. E.; FROUFE, L. C.; EWERT, M.; STEENBOCK, W. Conservação ambiental forte alcançada através de sistemas agroflorestais multiestratificados. **Cadernos de Agroecologia**, v. 9, n. 4, 2014.
- ANDERSON, M. J. *et al.* Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, p. 19-28, 2011.
- ANDINO, J. E. G.; PITMAN, N. C. A.; TER STEEGE, H.; PERALVO, M.; CERÓN, C.; FINE, P. V. A. The contribution of environmental and dispersal filters on phylogenetic and taxonomic beta diversity patterns in Amazonian tree communities. **Oecologia**, v. 196, p. 1119-1137, 2021.
- ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.* Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. **Ecology Letters**, v. 23, p. 1404-1420, 2020.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P. L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F.; CHAZDON, R. L.; MEAVE, J. A.; NORDEN, N.; SANTOS, B. A.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326-340, 2017.
- BAKER, R. T. *et al.* Consistent, small effects of treefall disturbances on the composition and diversity of four Amazonian forests. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 2, p. 497-506, 2016.
- BALATA, D.; PIAZZI, L.; BENEDETTI-CECCHI, L. Sediment disturbance and loss of beta diversity on subtidal rocky reefs. **Ecology**, v. 88, p. 2455-2461, 2007.
- BALMFORD, B.; GREEN, R. E.; ONIAL, M.; PHALAN, B. How imperfect can land sparing be before land sharing is more favourable for wild species? **Journal of Applied Ecology**, v. 84, p. 56-73, 2019.

BALVANERA, P.; LOTT, E.; SEGURA, G.; SIEBE, C.; ISLAS, A. Patterns of  $\beta$ -diversity in a Mexican tropical dry forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 13, p. 145-158, 2002.

BARLOW, J. *et al.* Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 47, p. 18555-18560, 2007.

BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144-160, 2016.

BARLOW, J.; PERES, C. A. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 363, p. 1787-1794, 2008.

BARWELL, L. J.; ISAAC, N. J. B.; KUNIN, W. E. Measuring  $\beta$ -diversity with species abundance data. **Journal Animal Ecology**, v. 84, p. 1112-1122, 2015.

BATES, D. *et al.* **Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4**. R package version 4.0.2. 2020.

BENNETT, A. F.; RADFORD, J. Q.; HASLEM, A. Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. **Biological conservation**, v. 133, n. 2, p. 250-264, 2006.

BISHOP, T. R.; ROBERTSON, M. P.; VAN RENSBURG, B. J.; PARR, C. L. Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. **Journal of Biogeography**, v. 42, p. 1776-1786, 2015.

BOESING, A. L.; NICHOLS, E.; METZGER, J. P. Biodiversity extinction threshold are modulated by matrix type. **Ecography**, v. 41, p. 1520-1533, 2018.

CASTRO, D. M. P.; SILVA, P. G.; SOLAR, R.; CALLISTO, M. Unveiling patterns of taxonomic and functional diversities of stream insects across four spatial scales in the neotropical savana. **Ecological Indicators**, v. 118, p. 106769, 2020.

CHANDY, S.; GIBSON, D. J.; ROBERTSON, P. A. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. **Journal of applied ecology**, v. 43, n. 4, p. 792-801, 2006.

CHAO, A.; CHIU, C. H.; HSIEH, T. C. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. **Ecology**, v. 93, p. 2037-2051, 2012.

CHAZDON, R. L.; PERES, C. A.; DENT, D.; SHEIL, D.; LUGO, A. E.; LAMB, D.; STORK, N. E.; MILLER, S. E. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1406-1417, 2009.

CHAZDON, R.L. Regeneração de florestas tropicais. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciências Naturais**, v. 7, n.3, p. 195-218, 2012.

COELHO, R. D. F. R., MIRANDA, I. S., & MITJA, D. Caracterização do processo sucessional no Projeto de Assentamento Benfica, sudeste do estado do Pará, Amazônia oriental. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 251-282, 2012.

COELHO, R. F. R.; MIRANDA, I. S.; MITJA, D. Conservação das florestas do projeto de assentamento Benfica, sudeste da Amazônia. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 1, p. 1-17, 2013.

COLWELL, R.K.; CHAO, A.; GOTELLI, N.J.; LIN, S.Y.; MAO, C.X.; CHAZDON, R.L.; LONGINO, J.T. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of Plant Ecology**, v. 5, p. 3–21, 2012.

CORDEIRO, I. M. C. C.; *et al.* **Nordeste Paraense: panorama geral e uso sustentável das florestas secundárias**. Belém, PA: EDUFRA, 2017.

CRAWLEY, M. J. **The R book**. 1. ed. Chichester: John Wiley & Sons, 2007. 949 p.

CRIST, T. O.; VEECH, J. A.; GERING, J. C.; SUMMERVILLE, K. S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n. 6, p. 734-743, 2003.

CROSBY, A. D.; PORTER, W. F.; ROLOFF, G. J.; WALTERS, M. B.; DONOVAN, M. L. Combining conservation value with conservation filters to guide forest management for avian biodiversity. **Forest Ecology and Management**, v. 466, p. 118131, 2020.

DECAËNS, T. *et al.* Biodiversity loss along a gradient of deforestation in Amazonian agricultural landscapes. **Conservation Biology**, v. 32, n. 6, p. 1380-1391, 2018.

DIAS, C. H. S. **Medidas de diversidade de plantas aplicadas na diferenciação de tipos de uso da terra na Amazônia oriental**. 2020. 124 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais). Universidade Federal Rural da Amazônia, 2020.

D'ORANGEVILLE, L.; BOUCHARD, A.; COGLIASTRO, A. Post-agricultural forests: landscape patterns add to stand-scale factors in causing insufficient hardwood regeneration. **Forest Ecology and Management**, v. 255, p. 1637-1646, 2008.

DO VALE, I.; MIRANDA, I. S.; MITJA, D.; GRIMALDI, M.; NELSON, B. W.; DESJARDINS, T.; COSTA, L. G. S. Tree regeneration under different land-use mosaics in the Brazilian Amazon's "Arc of Deforestation". **Environmental Management**, v. 56, p. 342-354, 2015.

DO VALE, I.; MIRANDA, I. S.; MITJA, D.; SANTS, G. G. A.; SANTOS, A. M.; LIMA, T. T. S.; COSTA, L. G. S. Riqueza de plantas em mosaicos rurais na região do arco do desmatamento, Amazônia Oriental, Brasil. **Espacios**, v. 38, n. 36, p. 29-45, 2017.

DO VALE, I.; MIRANDA, I. S.; MITJA, D.; SANTOS, A. M.; LIMA, T. T.; COSTA, L. G. S. Sucessional processes in a agricultural mosaics in the eastern Amazon. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 256, p. 51-60, 2018.

DO VALE, I.; MIRANDA, I. S.; MITJA, D.; SANTOS, A. M.; SANTOS, G. G. A.; LEÃO, F. M.; OLIVEIRA, M. G.; COSTA, L. G. S. Conservation potential of shade-tolerant forest species in agricultural mosaics in the Eastern Brazilian Amazon. **Acta Amazonica**, v. 50, n. 2, p. 124-132, 2020.

DRAPER, F. C. et al. Dominant tree species drive beta diversity patterns in western Amazonia. **Ecology**, v. 100, n. 4, p. 2636, 2019.

EGAN, J. F.; MORTENSEN, D. A. A comparison of land-sharing and land-sparing strategies for plant richness conservation in agricultural landscapes. **Ecological Applications**, v. 22, n. 2, p. 459-471, 2012.

ELIAS, F.; FERREIRA, J.; LENNOX, G. D.; BERENGUER, E.; FERREIRA, S.; SCHWARTZ, G.; MELO, L. O.; REIS JÚNIOR, D. N.; NASCIMENTO, R. O.; FERREIRA, F. N.; ESPIRITO-SANTO, F.; SMITH, C. C.; BARLOW, J. Assessing the growth and climate sensitivity of secondary forests in highly deforested Amazonian landscapes. **Ecology**, v. 101, n. 3, p. 1-11, 2020.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). **World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision**. In: ALEXANDRATOS, N. BRUINSMA, J. (Eds.). Roma: ESA Working Paper, 2012.

FILGUEIRAS, B. K. C.; PERES, C. A.; MELO, F. P. L.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Winner-loser species replacements in human-modified landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 36, n. 6, p. 545-555, 2021.

FORMAN, R. T. T.; GODRON, M. **Landscape ecology**. New York: John Wiley and Sons, 1986.

GASTON, K. J.; LAWTON, J. H. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. **Oikos**, v. 58, p. 329-335, 1990.

GOMES, V. H. F.; VIEIRA, I. C. G.; SALOMÃO, R. P.; STEEGE, H. T. Amazonian tree species threatened by deforestation and climate change. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 7, p. 547-553, 2019.

GRIMALDI, M. *et al.* Ecosystem services of regulation and support in Amazonian pioneer fronts: searching for landscape drivers. **Landscape Ecology**, v. 29, p. 311-328, 2014.

GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N. E. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological Modelling**, v. 135, n. 2-3, p. 147-186, 2000.

HALVORSEN, R.; EDVARDSEN, A. The concept of habitat specificity revisited. **Landscape Ecology**, v. 24, p. 851-861, 2009.

HEINO, J.; TOLONEN, K. T. Untangling the assembly of littoral macroinvertebrate communities through measures of functional and phylogenetic alpha diversity. **Freshwater Biology**, p. 1-12, 2017.

HERNÁNDEZ-RUEDAS, M.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MEAVE, J. A.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; IBARRA-MANRÍQUEZ, G.; MARTÍNEZ, E.; JAMANGAPÉ, G.; MELO, F. P. L.; SANTOS, B. A. Conserving tropical tree diversity and forest structure: the value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. **Plos One**, v. 9, n. 6, 2014.

HEYDARI, M., AAZAMI, F., OMIDIPOUR, R., LUCAS BORJA, M. E., FARAMARZI, M. Components of plant diversity as ecological indicators reflecting the effects of conservation management and degradation in different climatic conditions. **Land Degradation & Development**, v. 32, 2021.

INPE. National Institute for Space Research (BR). **TerraClass Amazônia - Uso e Cobertura da Terra na Amazônia Legal – 2014**. 2016. Disponível em: [http://www.inpe.br/cra/projetos\\_pesquisas/terraclass2014.php](http://www.inpe.br/cra/projetos_pesquisas/terraclass2014.php).

JAKOVAC, C. C.; JUNQUEIRA, A. B.; CROUZEILLES, R.; PEÑA-CLAROS, M.; MESQUITA, R. C. G.; BONGERS, F. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. **Biological Reviews**, v. 96, p. 1114-1134, 2021.

KENNARD, D. K.; GOULD, K.; PUTZ, F. E.; FREDERICKSEN, T. S.; MORALES, F. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 162, p. 197-208, 2002.

KRAFT, N. J.; COMITA, L. S.; CHASE, J. M.; SANDERS, N. J.; SWENSON, N. G.; CRIST, T. O.; STEGEN, J. C.; VELLEND, M.; BOYLE, B.; ANDERSON, M. J.; CORNELL, H. V.; DAVIES, K. F.; FREESTONE, A. L.; INOUYE, B. D.; HARRISON, S. P.; MYERS, J. A. Disentangling the drivers of  $\beta$  diversity along latitudinal and elevational gradients. **Science**, v. 333, n. 6050, p. 1755-1758, 2011.

KRESS, W. J.; HEYER, W. R.; AZEVEDO, P.; CODDINGTON, J.; COLE, D.; ERWIN, T. L.; MEGGERS, B. J.; POGUE, M.; THORINGTON, R. W.; VARI, R. P.; WEITZMAN, M. J.; WEITZMAN, S. H. Amazonian biodiversity: assessing conservation priorities with taxonomic data. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 1577-1587, 1998.

KUHMAN, T. R.; PEARSON, S. M.; TURNER, M. G. Agricultural land-use history increases non-native plant invasion in a southern Appalachian forest a century after abandonment. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 41, n. 5, 2011.

LANDE, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. **Oikos**, v. 76, n. 1, p. 5-13, 1996.

LAQUES, A. E.; MITJA, D.; DELAÎTRE, E.; THALES, M. C.; MIRANDA, I. D. S.; COELHO, R. D. F. R.; SAMPAIO, S. M. N. Spatialisation de la biodiversité en Amazonie brésilienne pour appréhender l'influence de la colonisation des terres et des politiques publiques. **Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement**, n. 14, p. 1-21, 2012.

LAVELLE, P. *et al.* 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. **Global Environmental Change**, v. 40, p. 137-155, 2016.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 4, p. 435-450, 2005.

LENNOX, G. D.; GARDNER, T. A.; THOMSON, J. R.; FERREIRA, J.; BERENGUER, E.; LESS, A. C.; NALLY, R. M.; ARAGÃO, L. E. O. E.; FERRAZ, S. F. B.; LOUZADA, J.; MOURA, N. G.; OLIVEIRA, V. H. F.; PARDINI, R.; SOLAR, R. R. C.; VAZ-DE-MELLO, F. Z.; VIEIRA, I. C. G.; BARLOW, J. Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 24, p. 5680–5694, 2018.

LEVINS, R. **Evolution in changing environments: some theoretical explorations**. Princeton: Princeton University Press, 1968. 120 p.

LOCONTO, A.; DESQUILBET, M.; MOREAU, T.; COUVET, D.; DORIN, B. The land sparing – land sharing controversy: tracing the politics of knowledge. **Land Use Policy**, v. 96, p. 103610, 2020.

LU, H. P.; WAGNER, H. H.; CHEN, X. Y. A contribution diversity approach to evaluate species diversity. **Basic and Applied Ecology**, v. 8, p. 1-12, 2007.

MAGURRAN, A. E. **Ecological diversity and its measurement**. Cambridge: British Library, 1988. 177 p.

MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. John Wiley & Sons. 2013. 264 p.

MCARTHUR, R.; RECHER, H.; CODY, M. On the relation between habitat selection and species diversity. **The American Naturalist**, v. 100, n. 913, p. 319-332, 1966.

MANGUEIRA, J. R. S. A.; VIEIRA, L. T. A.; AZEVEDO, T. N.; SABINO, A. P. S.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; FERRAZ, S. F. B.; ROTHER, D. C.; RODRIGUES, R. R. Plant diversity conservation in highly deforested landscapes of the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 19, p. 69-80, 2021.

MARCILIO-SILVA, V.; ZWIENER, V. P.; MARQUES, M. C. C. Metacommunity structure, additive partitioning and environmental drivers of woody plants diversity in the Brazilian Atlantic Forest. **Diversity and Distributions**, v. 23, p. 1110-1119, 2017.

MARCONI, L.; ARMENGOT, L. Complex agroforestry systems against biotic homogenization: the case of plants in the herbaceous stratum of cocoa production systems. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 287, p. 106664, 2020.

MICHALSKI, F.; NISHI, I.; PERES, C. A. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. **Biotropica**, v. 39, n. 6, p. 691-701, 2007.

MIRANDA, L. S.; AWADE, M.; JAFFÉ, R.; COSTA, W. F.; TREVELIN, L. C., BORGES, R. C.; BRITO, R. M.; TAMBOSI, L. R.; GIANNINI, T. C. Combining connectivity and species distribution modeling to define conservation and restoration priorities for multiple species: A case study in the eastern Amazon. **Biological Conservation**, v. 257, p. 109148, 2021.

MIRANDA, I.S.; MITJA, D.; SILVA, T.S. Mutual influence of forests and pastures on the seedbanks in the Eastern Amazon. **Weed Research**, v. 49, p. 499–505, 2009.

MITJA, D.; MIRANDA, I.S. Weed community dynamics in two pastures grown after clearing Brazilian Amazonian rainforest. **Weed Research**, v. 50, p. 163–173, 2010.

MITJA, D.; MIRANDA, I.; VELASQUEZ, E.; LAVELLE, P. 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 and Environment**, v. 124, p. 72-84, 2008.

MORRONE, J. J.; J. V. CRISCI. Historical biogeography: introduction to methods. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 26, p. 373–401, 1995.

NEKOLA, J. C.; WHITE, P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**. v. 26, p. 867-878, 1999.

NUNES, C. A.; BRAGA, R. F.; FIGUEIRA, J. E. C.; NEVES, F. S.; FERNANDES, G. W. Dung beetles along a tropical altitudinal gradient: environmental filtering on taxonomic and functional diversity. **Plos One**, v. 11, n. 6, p. 1-16, 2016.

OKSANEN, J. *et al.* **Vegan: Community Ecology Package**. R package version 2. 5.7, 2020.

OLIVEIRA, P. C.; SOUZA, B. C. O. Q.; GASPARIN, E. Floristic diversity in secondary forest under Munduruku indigenous agroextractivism. **Asian Plant Research Journal**, v. 6, n. 2, p. 33-40, 2020.

OSZWALD, J.; GOND, V.; DOLÉDEC, S.; LAVELLE, P. Identification d'indicateurs de changement d'occupation du sol pour le suivi des mosaïques paysagères. **Bois et Forêts des Tropiques**, v. 1, n. 307, p. 7-21, 2011.

PERES, C. A.; GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; ZUANON, J.; MICHALSKI, F.; LEES, A. C.; VIEIRA, I. C. G.; MOREIRA, F. M. S.; FEELEY, K. J. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, p. 2314-2327, 2010.

PHALAN, B. T. What have we learned from the land sparing-sharing model? **Sustainability**, v. 10, n. 1760, p. 1-24, 2018.

PUIG, H. **A floresta tropical úmida**. São Paulo: Editora UNESP, 496 p., 2008.

PÜTTKER, T.; ARRUDA BUENO, A.; PRADO, P. I.; PARDINI, R. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. **Oikos**, v. 124, p. 206–215, 2015.

REYNAL, V.; MUCHAGATA, M.G.; TOPALL, O.; HÉBETTE, J. **Agricultures Familiales et développement em front pionnier amazonien**. Belém: LASAT – CAT/GRET / UAG, v. 1. 69 p., 1995.

RIBEIRO, S. B.; LONGHI, S. J.; BRENA, D. A.; NASCIMENTO, A. R. T. Diversidade e classificação da comunidade arbórea da Floresta ombrófila mista da flona de São Francisco de Paula, RS. **Ciência Florestal**, v. 17, n. 2, p. 11-108, 2007.

RICKLEFS, R. R. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology Letters**, v. 7, p. 1-15, 2004.

RICKLEFS, R. E.; HE, F. Region effects influence local tree species diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 3, p. 674-679, 2016.

RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Univer. Chicago Press, Chicago, 1993. 416 p.

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

ROMERO-ALCARAZ, E.; ÁVILA, J. M. Landscape heterogeneity in relation to variations in epigeic beetle diversity of a mediterranean ecosystem. Implications for conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 9, p. 985-1005, 2000.

ROUTLEDGE, R. D. On Whittaker's components of diversity. **Ecology**, v. 58, p. 1120-1127, 1977.

SAMPAIO, S. M. N.; MIRANDA, I. S.; LAQUES, A. E.; MITJA, D.; GOND, V.; GUILLAUMET, J. L. Complexidade das paisagens do projeto de assentamento Benfica, sudeste paraense, Estado do Pará. **Geografia**, v. 35, n. 3, p. 589-604, set./dez., 2010.

SANTOS, G. G. A. **Hiperdominância em paisagens antropizadas na Amazônia oriental: uma abordagem de ecologia de comunidades e de paisagem**. 2018. 87 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal Rural da Amazônia, 2018.

SARAIVA, D. D.; DE SOUSA, K. D. S.; OVERBECK, G. E. Multiscale partitioning of cactus species diversity in the South Brazilian grasslands: Implications for conservation. **Journal for Nature Conservation**, v. 24, p. 117-122, 2015.

SAURA, S.; BASTIN, L.; BATTISTELLA, L.; MANDRICI, A.; DUBOIS, G. Protected areas in the world's ecoregions: how well connected are they? **Ecological Indicators**, v. 76, p. 144–158, 2017.

SCHMIDT, F.; RIBAS, C. R.; SOBRINHO, T. G.; UBAIDILLAH, R.; SCHOEREDER, J. H.; CLOUGH, Y.; TSCHARNTKE, T. Similar alpha and beta diversity changes in tropical ant communities, comparing savannas and rainforests in Brazil and Indonesia. **Oecologia**, v. 185, p. 487-498, 2017.

SHUMI, G.; SCHULTNER, J.; DORRESTEIJN, I.; RODRIGUES, P.; HANSPACH, J.; HYLANDER, K.; SENBETA, F.; FISCHER, J. Land use legacy effects on woody vegetation in agricultural landscapes of South-western Ethiopia. **Diversity and Distributions**, v. 24, n. 8, p. 1136-1148, 2018.

SILVA, J. M. C.; GARDA, A. A. Padrões e processos biogeográficos na Amazônia. *In*: CARVALHO, C. J. B.; CARVALHO, E. A. B. (eds). **Biogeografia da América do Sul: padrões & processos**. São Paulo: Editora Roca, 2010. p. 189-197.

SILVA, J. M. C.; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. The fate of the Amazonian areas of endemism. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 689-694, 2005.

SILVA JUNIOR, C. H. L.; HEINRICH, V. H. A.; FREIRE, A. T. G.; BROGGIO, I. S.; ROSAN, T. M.; DOBLAS, J.; ANDERSON, L. O.; ROUSSEAU, G. X.; SHIMABUKURO, Y. E.; SILVA, C. A.; HOUSE, J. I.; ARAGÃO, L. E. O. C. Benchmark maps of 33 years of secondary forest age for Brazil. **Scientific Data**, v. 7, n. 1, p. 269, 2020.

SILVA-SOUZA, K. J. P.; SOUZA, A. F. Woody plant subregions of the Amazon forest. **Journal of Ecology**, p. 1-15, 2020.

SOCOLAR, J. B.; GILROY, J. J.; KUNIN, W. E.; EDWARDS, D. P. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67-80, 2016.

SOLAR, R. R. C.; BARLOW, J.; FERREIRA, J.; BERENQUER, E.; LEES, A. C.; THOMSON, J. R.; LOUZADA, J.; MAUÉS, M.; MOURA, N. G.; OLIVEIRA, V. H. F.; CHAUL, J. C. M.; SCHOEREDER, J. H.; VIEIRA, I. C. G.; NALLY, R. M.; GARDNER, T. A. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? **Ecology Letters**, v. 18, p. 1108-1118, 2015.

SOLAR, R. R. C.; BARLOW, J.; ANDERSEN, A. N.; SCHOEREDER, J. H.; BERENQUER, E.; FERREIRA, J. N.; GARDNER, T. A. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: a multi-scale assessment using ant communities. **Biological Conservation**, v. 197, p. 98-107, 2016.

SOMBROEK, W. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall. **AMBIO: A Journal of the Human Environment**, v. 30, n. 7, p. 388-396, 2001.

STROPP, J.; STEEGE, T. H.; MALHI, Y. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. **Ecography**, v. 32, n. 1, p. 46-54, 2009.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, n. 1-2, p. 81-86, 1988.

TABARELLI, M.; SANTOS, B. A.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P. L. Secondary forests as biodiversity repositories in human-modified landscapes: insights from the Neotropics. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cien. Nat., Belém**, v. 7, n. 3, p. 319-328, set. /dez. 2012.

TABARELLI, M.; PERES, C. A.; MELO, F. P. L. The 'few winners and many losers' paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, v. 155, p. 136-140, 2012.

TER STEEGE, H.; ZAGT, R. Ecology: density and diversity. *Nature*, v. 417, n. 6890, p. 968-699, 2002.

TER STEEGE, H. et al. A spatial model of tree  $\alpha$ -diversity and tree density for the Amazon. **Biodiversity and Conservation**, v. 12, p. 2255-2277, 2003.

TER STEEGE, H., PITMAN, N. C., PHILLIPS, O. L., CHAVE, J., SABATIER, D., DUQUE, A.; MOLINO, J. F.; PRÉVOST, M. F.; SPICHIGER, R.; CASTELLANOS, H.; VON HILDEBRAND, P.; VÁSQUEZ, R. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. **Nature**, v. 443, n. 7110, p. 444-447, 2006.

TER STEEGE, H. *et al.* Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, v. 342, n. 18, p. 325-334, 2013.

TER STEEGE, H. *et al.* Estimating the global conservation status of more than 15000 Amazonian tree species. **Science Advances**, v. 10, p. 1-10, 2015.

TER STEEGE, H. *et al.* Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. **Scientific Reports**, v. 10, p. 10130, 2020.

TSCHARNTKE, T.; TYLIANAKIS, J. M.; RAND, T. A.; DIDHAM, R. K.; FAHRIG, L.; BATÁRY, P.; BENGTSSON, J.; CLOUGH, Y.; CRIST, T. O.; DORMANN, C. F.; EWERS, R. M.; FRÜND, J.; HOLT, R. D.; HOLZSCHUH, A.; KLEIN, A. M.; KLEIJN, D.; KREMEN, C.; LANDIS, D. A.; LAURANCE, W.; LINDENMAYER, D.; SCHERBER, C.; SODHI, N.; STEFFAN-DEWENTER, I.; THIES, C.; VAN DER PUTTEN, W. H.; WESTPHAL, C. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. **Biological Reviews**, v. 87, p. 661-685, 2012.

TUOMISTO, H. A diversity of beta diversity: straightening up a concept gone awry. Part 1: defining beta diversity in terms of alpha and gamma diversity. **Ecography**, v. 33, p. 2-22, 2010.

TUOMISTO, H. An update consumer's guide to evenness and related indices. **Oikos**, v. 121, n. 8, p. 1203-1218, 2012.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; KALLIOLA, R.; LINNA, A.; DANJOY, W.; RODRIGUES, Z. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science**, v. 269, p. 63-66, 1995.

ULYSHEN, M. D. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: implications for conservation-oriented management. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 9, p. 1479-1489, 2011.

VAN BREUGEL, M.; HALL, J. S.; CRAVEN, C.; BAILON, M.; HERNANDEZ, A.; ABBENE, M.; VAN BREUGEL, P. 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, p. 1-13, 2013.

VALENCIA, V.; NAEEM, S.; GARCÍA-BARRIOS, L.; WEST, P.; STERLING, E. J. Conservation of tree species of late succession and conservation concern in coffee agroforestry systems. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 219, p. 32-41, 2016.

VEECH, J. A.; SUMMERVILE, K. S.; CRIST, T. O.; GERING, C. The additive partitioning of diversity: recent revival of an old idea. **Oikos**, v. 99, p. 3-9, 2002.

VERBURG, P. H.; CROSSMAN, N.; ELLIS, E. C.; HEINIMANN, A.; HOSTERT, P.; MERTZ, O.; NAGENDRA, H.; SIKOR, T.; ERB, K. H.; GOLUBIEWSKI, N.; GRAU, R.; GROVE, M.; KONATÉ, S.; MEYFROIDT, P.; PARKER, D. C.; CHOWDHURY, R. R.; SHIBATA, H.; THOMSON, A.; ZHEN, L. Land system science and sustainable development of the earth system: A global land project perspective. **Anthropocene**, v. 12, p. 29-41, 2015.

VIEIRA, I. C. G.; PROCTOR, J. Mechanisms of plant regeneration during succession of species diversity: recent revival of an old idea. **Oikos**, v. 99, n. 1, p. 303-315, 2007.

VOGT, N. D.; PINEDO-VASQUEZ, M.; BRONDÍZIO, E. S.; ALMEIDA, O.; RIVERO, S. Forest transitions in mosaic landscapes: smallholder's flexibility in land-resource use decisions and livelihood strategies from World War II to the present in the Amazon estuary. **Society & Natural Resources**, v. 28, n. 10, p. 1043-1058, 2015.

VOJTA, J.; DRHOVSKÁ, L. Are abandoned wooded pastures suitable refugia for forest species? **Journal of Vegetation Science**, v. 23, p. 880-891, 2012.

WAGNER, H. H.; EDWARDS, P. J. Quantifying habitat specificity to assess the contribution of a patch to species richness at a landscape scale. **Landscape Ecology**, v. 16, p. 121-131, 2001.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Great Smoky Mountains. **Ecological Monographs**, v. 26, p. 1-80, 1956.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 22, p. 1-44, 1960.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, v. 21, p. 213-251, 1972.

WHITTAKER, R. J.; WILLIS, K. J.; FIELD, R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. **Journal of Biogeography**, v. 28, n.4, p. 453-470, 2001.

## APÊNDICE

Apêndice 1 – Valores observados e esperados dos componentes da diversidade Alfa, Beta1, Beta2 e Gama, considerando os seis mosaicos e três estratos estudados.

| Componente da diversidade | Estrato inferior |          |         | Estrato Médio |          |          | Estrato Superior |          |          |
|---------------------------|------------------|----------|---------|---------------|----------|----------|------------------|----------|----------|
|                           | Observado        | Esperado | p-valor | Observado     | Esperado | p-valor  | Observado        | Esperado | p-valor  |
| <b>Acará</b>              |                  |          |         |               |          |          |                  |          |          |
| Alfa1                     | 11.55            | 23.19    | 0.0009  | 22.222        | 34.626   | 0.0009   | 12.0370          | 19.8600  | 0.0009   |
| Beta1                     | 41.78            | 65.10    | 0.0009  | 83.778        | 100.77   | 0.0009   | 46.9630          | 61.3960  | 0.0009   |
| Beta2                     | 137.67           | 102.71   | 0.0009  | 113           | 83.604   | 0.0009   | 77.0000          | 54.7440  | 0.0009   |
| Gama                      | 191.00           | 191.00   | -       | 219           | 219      | -        | 136.0000         | 136.0000 | -        |
| <b>Guamá</b>              |                  |          |         |               |          |          |                  |          |          |
| Alfa1                     | 13.75            | 34.43    | 0.0009  | 21.519        | 39.839   | 0.000999 | 11.3850          | 17.2560  | 0.0009   |
| Beta1                     | 57.5             | 72.35    | 0.0009  | 117.981       | 123.26   | 0.022977 | 72.6150          | 82.5990  | 0.0009   |
| Beta2                     | 110.75           | 75.22    | 0.0009  | 66.5          | 42.901   | 0.000999 | 51.0000          | 35.1450  | 0.0009   |
| Gama                      | 182              | 182      | -       | 206           | 206      | -        | 135.0000         | 135.0000 | -        |
| <b>Maçaranduba</b>        |                  |          |         |               |          |          |                  |          |          |
| Alfa1                     | 14.844           | 39.539   | 0.0009  | 26.652        | 41.594   | 0.000999 | 10.2000          | 13.6980  | 0.000999 |
| Beta1                     | 77.156           | 103.773  | 0.0009  | 137.348       | 143.236  | 0.014985 | 46.3000          | 47.4950  | 0.387    |
| Beta2                     | 182              | 130.688  | 0.0009  | 84            | 63.17    | 0.000999 | 29.5000          | 24.8060  | 0.000999 |
| Gama                      | 274              | 274      | -       | 248           | 248      | -        | 86.0000          | 86.0000  | -        |
| <b>Pacajá</b>             |                  |          |         |               |          |          |                  |          |          |

|                 |         |         |        |        |         |        |           |           |        |
|-----------------|---------|---------|--------|--------|---------|--------|-----------|-----------|--------|
| Alfa1           | 21.822  | 43.621  | 0.0009 | 17.25  | 42.849  | 0.0009 | 7.1875    | 9.6378    | 0.0009 |
| Beta1           | 83.378  | 122.103 | 0.0009 | 96.75  | 115.267 | 0.0009 | 24.1458   | 24.9846   | 0.317  |
| Beta2           | 258.8   | 198.276 | 0.0009 | 150    | 105.884 | 0.0009 | 41.6667   | 38.3777   | 0.0009 |
| Gama            | 364     | 364     | -      | 264    | 264     | -      | 73.0000   | 73.0000   | -      |
| <b>Benfica</b>  |         |         |        |        |         |        |           |           |        |
| Alfa1           | 25.491  | 52.206  | 0.0009 | 22.909 | 46.711  | 0.0009 | 9.58060   | 15.03500  | 0.0009 |
| Beta1           | 80.176  | 128.464 | 0.0009 | 74.091 | 100.186 | 0.0009 | 30.41940  | 45.23200  | 0.0009 |
| Beta2           | 264.333 | 189.33  | 0.0009 | 163    | 113.104 | 0.0009 | 87.00000  | 66.73300  | 0.0009 |
| Gama            | 370     | 370     | -      | 260    | 260     | -      | 127.00000 | 127.00000 | -      |
| <b>Palmares</b> |         |         |        |        |         |        |           |           |        |
| Alfa1           | 18.556  | 43.858  | 0.0009 | 19.417 | 48.692  | 0.0009 | 7.72220   | 9.45630   | 0.0009 |
| Beta1           | 85.244  | 106.795 | 0.0009 | 76.25  | 99.196  | 0.0009 | 25.27780  | 29.00830  | 0.0009 |
| Beta2           | 186.2   | 139.347 | 0.0009 | 94.333 | 42.112  | 0.0009 | 43.00000  | 37.53530  | 0.0009 |
| Gama            | 290     | 290     | -      | 190    | 190     | -      | 76.00000  | 76.00000  | -      |