



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

**GRACILIANO GALDINO ALVES DOS SANTOS**

**HIPERDOMINÂNCIA EM PAISAGENS ANTROPIZADAS NA  
AMAZÔNIA ORIENTAL: UMA ABORDAGEM DE ECOLOGIA DE  
COMUNIDADES E DE PAISAGEM**

**BELÉM  
2018**



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

**GRACILIANO GALDINO ALVES DOS SANTOS**

**HIPERDOMINÂNCIA EM PAISAGENS ANTROPIZADAS NA  
AMAZÔNIA ORIENTAL: UMA ABORDAGEM DE ECOLOGIA DE  
COMUNIDADES E DE PAISAGEM**

Tese apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Ciências Florestais, para obtenção do título de **Doutor**.

Área de concentração: Ciências Florestais

Orientadora: Dra. Izildinha de Souza Miranda

**BELÉM  
2018**

---

Santos, Graciliano Galdino Alves dos

Hiperdominância em paisagens antropizadas na Amazônia Oriental: uma abordagem de ecologia de comunidades e de paisagem / Graciliano Galdino Alves dos Santos. – Belém, PA, 2018.

87 f.

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

Orientadora: Izildinha de Souza Miranda.

1. Hiperabundância – Espécies. 2. Espécies Abundantes - Floresta Tropical. 3. Mosaicos agrícolas 4. Paisagens Antropizadas. 5. Comunidades Vegetais. 6. Biodiversidade. I. Miranda, Izildinha de Souza, (orient.) II. Título

---

CDD – 577.34

---

**GRACILIANO GALDINO ALVES DOS SANTOS**

**HIPERDOMINÂNCIA EM PAISAGENS ANTROPIZADAS NA  
AMAZÔNIA ORIENTAL: UMA ABORDAGEM DE ECOLOGIA DE  
COMUNIDADES E DE PAISAGEM**

Tese apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Ciências Florestais, para obtenção do título de **Doutor**.  
Área de concentração: Ciências Florestais

Orientadora: Dra. Izildinha de Souza Miranda

Aprovada em 27 de fevereiro de 2018

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof<sup>a</sup> Dra. Izildinha de Souza Miranda – Orientadora  
Universidade Federal Rural Da Amazônia

---

Ima Célia Guimarães Vieira– 1º Examinador  
Museu Paraense Emílio Goeldi

---

Leandro Valle Ferreira– 2º Examinador  
Museu Paraense Emílio Goeldi

---

Gustavo Schwartz – 3º Examinador  
Embrapa Amazônia Oriental

---

Roberta de Fátima Rodrigues Coelho - 4º Examinador  
IFPA Castanhal

## DEDICATÓRIA

À minha família, pois desde  
que me entendo por gente,  
embarca junto nessa minha  
história de ser cientista

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço ao CNPq pela concessão de uma bolsa de doutorado

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

À SUDAM e FUNPEA, na pessoa do Prof. Dr. Luiz Gonzaga da Silva Costa, pelo apoio financeiro para execução de parte das coletas de dados de campo.

À minha orientadora, Izildinha de Souza Miranda, por me guiar nesse doutorado com todo respeito, afeto e confiança.

À minha esposa Giordana por dar conta da missão de ser casada com um biólogo e as minhas filhas por acalentarem os momentos de preocupação com toda ternura do mundo.

Aos meus pais e irmãos, por todo tipo de apoio e amor dado, e por serem tão presentes mesmo que eu esteja tão distante. Não seria nada sem vocês.

Aos irmãos do MC Abutre's, pelo aprendizado e respeito, por poder conhecer o real sentido de irmandade.

Aos colegas do laboratório BIOAMA, vocês foram fundamentais para minha formação e para garantir boas gargalhadas nos longos dias na UFRA.

Aos amigos no Brasil afora, todos vocês estão presentes, mesmo que ausentes, em meu cotidiano. Bons exemplos, bons amigos, boas lições ficam para sempre.

## RESUMO

O papel funcional das espécies mais abundantes em comunidades vegetais tem sido um dos pontos principais em ecologia. Buscando compreender o comportamento das espécies hiperdominantes, i.e. que detêm 50% dos indivíduos, em áreas sob influência antrópica, essa tese teve como objetivos: (1) Compreender como os padrões de hiperdominância em abundância e hiperdominância em biomassa, espécies que detêm 50% da biomassa, descritos para florestas primárias diferem dos encontrados em florestas e diferentes tipos de cobertura do solo em uma região com longo histórico de antropização (região do rio Guamá), (2) avaliar o efeito das métricas de uma paisagem antropizada (região do Oiapoque) em diferentes escalas sobre a estrutura e composição florística em diferentes estratos da vegetação e (3) descrever os padrões de hiperdominância de espécies vegetais em diferentes paisagens agrícolas na Amazônia oriental, verificando como o grau de conservação das áreas pode afetar a hiperdominância das comunidades vegetais. Foram analisadas sete áreas distribuídas na Amazônia oriental (Benfica, Maçaranduba, Pacajá, Palmares, Acará, Guamá e Oiapoque). Em cada área, foi conduzido inventário do estrato inferior (indivíduos com altura  $\leq 2$ m), médio (indivíduos com altura  $< 2$  m até 10 de DAP) e superior (indivíduos com DAP  $\geq 10$  cm), em nove propriedades agrícolas. Nelas, foram analisadas de 03 a 05 tipos de cobertura: pasto, roça, floresta secundária (inicial e avançada) e floresta remanescente. No Guamá, foram analisadas as proporções de espécies hiperdominantes em abundância e biomassa nos diferentes tipos de cobertura e relacionados com densidade de madeira e tamanho dos indivíduos através de regressões múltiplas. No Oiapoque, as métricas de paisagem foram calculadas através do Fragstats e relacionadas com as variáveis da vegetação através de análises de redundância. Para as sete áreas, foram relacionadas as proporções de espécies hiperdominantes com o grau de conservação das áreas, expresso pela proporção de florestas remanescentes. No Guamá, áreas com perturbações antrópicas mais intensas tiveram menor proporção de espécies hiperdominantes. Quase totalidade das espécies hiperdominantes foram classificadas como pioneiras e não foi encontrado efeito da densidade da madeira sobre os padrões de abundância ou biomassa aérea. O tamanho máximo dos indivíduos das espécies teve efeito sobre a biomassa aérea. No Oiapoque, as métricas “proporção de área não-florestada” e “densidade de fragmentos” influenciaram os três estratos da vegetação em todas as escalas, refletindo o forte efeito da perda de hábitat e fragmentação sobre a vegetação. Métricas ligadas ao processo de dispersão (distância do vizinho mais próximo e coesão) têm influência sobre o estrato inferior até 800 m. As árvores adultas (estrato superior) só parecem ser influenciadas pela configuração da paisagem a partir dos 2000m. Analisando as 07 áreas, foram encontradas 141 espécies hiperabundantes para as áreas antropizadas da Amazônia oriental, sendo 38% consideradas pioneiras. Poucas espécies hiperdominantes foram exclusivas de uma única área. O grau de conservação das áreas não afetou os padrões de hiperdominância, nem a proporção de espécies florestais/pioneiras hiperdominantes em cada área.

**Palavras-chave:** hiperabundância; biodiversidade; mosaicos agrícolas; conservação

## ABSTRACT

The functional role of the most abundant species in plant communities has been one of the main points in ecology. In order to understand the relationships between anthropic effects and hyperdominant species, i.e. which holds 50% of individuals in a region, this thesis had the following objectives: (1) To understand how the patterns of hyperdominance in abundance and biomass described for primary forests differ from those found in forests and different types of land cover in a region with a long history of anthropization (Guamá river region). (2) Evaluate the landscape metrics effects of an anthropic area (Oiapoque region) at different scales, over the structure and floristic composition of plant communities in different forest strata. (3) Describe the hyperdominance patterns of plant species in different agricultural landscapes in the eastern Amazon, verifying how the degree of conservation of the areas can affect the hyperdominance of the plant communities. Seven areas distributed in eastern Amazonia (Benfica, Maçaranduba, Pacajá, Palmares, Acará, Guama and Oiapoque) were analyzed. In each area, an inventory of the inferior stratum (individuals with height  $\leq 2$ m), medium (individuals with height  $< 2$  m up to 10 of DBH) and upper (individuals with DBH  $\geq 10$  cm) were conducted in nine farms. In them, from 03 to 05 types of coverage were analyzed: pasture, crops, secondary forest (young and old) and remaining forest. In Guama, the proportions of hyperdominance in abundance and biomass were analyzed in the different types of cover and related to wood density and size of the individuals through multiple regressions. In Oiapoque, landscape metrics were calculated using Fragstats and related to vegetation variables through redundancy analysis. For the seven areas, the proportions of hyperdominant species were related to the degree of areas conservation, expressed by the proportion of remaining forests. In Guamá, areas with more intense anthropic disturbances had a lower proportion of hyperdominant species. Almost all of the hyperdominant species were classified as pioneers and no effect of wood density on abundance or biomass patterns was found. The species individuals size affected biomass patterns. In Oiapoque, the "non-forested area" and "patch density" metrics influenced the three vegetation strata at all scales, reflecting the strong effect of habitat loss and fragmentation on vegetation. Metrics related to the dispersion process (nearest neighbor distance and cohesion) influence the lower stratum up to 800 m. Adult trees (upper stratum) only appear to be influenced by the landscape configuration from 2000m scale. Analyzing the 07 areas, 141 hyperdominant species were found in anthropic areas of eastern Amazonia, of which 38% were considered pioneers. Few hyperdominant species were unique to a single area. The degree of conservation of the areas did not affect the hyperdominance patterns nor the proportion of hyperdominant forest / pioneer species in each area.

**Keywords:** hyperabundance; biodiversity; agricultural mosaics; conservation

## Sumário

<b>1. CONTEXTUALIZAÇÃO .....</b>	<b>13</b>
1.1. Objetivos e Hipóteses .....	15
1.2. Referências .....	17
<b>2. RELATIONSHIPS BETWEEN PLANT HYPERABUNDANCE AND HYPERDOMINANCE IN OLD AGRICULTURAL LANDSCAPES IN EASTERN AMAZONIA .....</b>	<b>20</b>
Abstract.....	20
2.1 Introduction.....	21
2.2 Methods .....	23
2.2.1. Study area .....	23
2.2.2. Data collection.....	23
2.2.3. Data analysis.....	25
2.3 Results.....	28
2.3.1. HA and HB patterns .....	28
2.3.2. Relationships between HA and HB.....	30
2.4 Discussion.....	35
2.4.1. How HA and HB patterns will change in different layers and land cover types? 35	
2.4.2. How are HB and HA relationships affected by the land cover types? .....	36
2.5 Conclusions.....	38
2.6 References.....	39
2.7 Supplementary Material.....	44
<b>3. EFEITOS DA ESCALA E CONFIGURAÇÃO DA PAISAGEM SOBRE COMUNIDADES VEGETAIS EM UMA PAISAGEM ANTROPIZADA NO NORDESTE DA AMAZÔNIA .....</b>	<b>50</b>
3.1 Introdução.....	51
3.2 Metodologia.....	52
3.2.1. Área de Estudo .....	52
3.2.2. Classificação da Imagem .....	52
3.2.3. Métricas da paisagem .....	54
3.2.4. Amostragem da Vegetação.....	54
3.2.5. Análise de Dados .....	55
3.3. Resultados e Discussão.....	56
3.3.1. Variáveis biológicas versus Métricas da paisagem .....	57
3.3.2. Escala espacial versus Métricas da paisagem.....	62
3.4. Conclusões.....	64
3.5. Referências Bibliográficas.....	64
<b>4. A OUTRA AMAZÔNIA: PADRÕES DE HIPERDOMINANCIA EM PAISAGENS ANTROPIZADAS NA AMAZÔNIA ORIENTAL.....</b>	<b>67</b>
4.1. Introdução.....	68
4.2. Métodos .....	69
4.2.1 Área de estudo .....	69

4.2.2 Coleta de dados.....	70
4.2.3 Análise de dados.....	70
4.3. Resultados.....	71
4.3.1 Descrição dos Padrões de hiperdominância .....	71
4.3.2 Hiperdominância vs. Conservação das Áreas.....	76
4.4. Discussão .....	78
4.4.1 Descrição dos Padrões de Hiperdominância .....	78
4.4.2 Hiperdominância vs. Conservação das Áreas.....	79
4.5. Conclusões .....	80
4.6. Referências Bibliográficas.....	81
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>85</b>

## LISTA DE TABELAS

<b>Table 2.1.</b> Total values of hyperabundance (HA) and hyperdominance (HB) percentages at different layers and land cover types. Crop = Cassava crop; ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests.....	<b>30</b>
<b>Table 2.2.</b> Total proportion (%) of hyperabundance (HA) and hyperdominance (HB) species, when ordered by wood density (WD) and the maximum DBH population value (DBHmax) in different cover types and layers. ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests.	<b>31</b>
<b>Tabela 3.1.</b> Métricas da paisagem utilizadas de acordo com o grupo a que pertencem. ....	<b>55</b>
<b>Tabela 3.2.</b> Variáveis da vegetação utilizadas para a Análise de Redundância.....	<b>56</b>
<b>Tabela 3.3.</b> Métricas da paisagem com efeito significativo nas RDA em cada estrato (linhas) por escala da paisagem (em metros).....	<b>62</b>
<b>Tabela 4.1.</b> Denominação das áreas inventariadas, período em que ocorreu a ocupação humana, a localização geográfica (ponto central) e o percentual de cobertura florestal no momento do inventário.....	<b>70</b>
<b>Tabela 4.2.</b> Percentual de espécies hiperdominantes (em parênteses os valores absolutos) nos diferentes ambientes e estratos da vegetação.....	<b>72</b>
<b>Tabela 4.3.</b> As 10 hiperdominantes mais abundantes nos 3 estratos e ambientes. N = abundância da espécie na região; P = espécie pioneira e F = espécie florestal. HD = hiperdominantes; N_HD = não hiperdominantes.....	<b>73</b>

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figure 2.1.** Vegetation map, study plots and isohyets (mean annual precipitation between 1977-2006) of the study area. **A**= South America; **B** = Legal Amazonia; **C** = Study area..... 24
- Figure 2.2.** **A**=Species abundance ordination (NMDS) by sample plots (n=45), of each land use/cover type in each layer (Inferior, Medium and Upper). NMDS with two dimensions and Bray Curtis dissimilarity, with a log (x+1) matrix of 182 species (inferior), 140 (medium) and 79 species (upper) abundances. Crop = Cassava crop; ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests. **B**=ANOVA with the scores from two NMDS axis vs. cover types. Different letters indicates significant differences ( $p < 0.05$ ) in Tukey HSD..... 27
- Figure 2.3.** Boxplot with the logit percentage of HA and HB from each plot (n=45) at the different layers and cover types. Different letters indicates significant differences ( $p < 0.05$ ) after Tukey HSD. Crop = Cassava crop; ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests..... 29
- Figure 2.4.** Cumulative percentage (decreasing order) of species abundance vs. aboveground biomass (AGB) at medium (a) and upper layer (b). Cumulative percentage (decreasing order) of AGB vs. abundance at medium (c) and upper layer (d). Vertical dashed line delineates 50% of abundance (a and b; behavior of hyperabundance) and 50% of biomass (c and d; behavior of hyperdominance)..... 32
- Figure 2.5.** Relationships between plant species relative aboveground biomass (r\_AGB) and relative abundance (r\_Abundance) of each cover types at medium and upper layer. ISF = initial secondary forest at medium (a; n=163) and upper layer (b; n=44); ASF = advanced secondary forest at medium (c; n=229) and upper layer (b; n=123); NPF = near-primary forests at medium (e; n=247) and upper layer (f; n=176)..... 33
- Figure 2.6.** DBHmax variation from each specie (x axis) in different land cover types at the medium and upper layers..... 31
- Figura 3.1.** Localização da área de estudo no Estado do Amapá. Os pontos em amarelo representam as parcelas inventariadas..... 53
- Figura 3.2.** RDA da matriz da vegetação vs. métricas com efeito significativo no estrato inferior. As siglas das métricas da paisagem e das variáveis da vegetação estão conforme as tabelas 3.1 e 3.2..... 59
- Figura 3.3.** RDA da matriz da vegetação vs. métricas com efeito significativo no estrato médio. As siglas das métricas da paisagem e das variáveis da vegetação estão conforme as tabelas 3.1 e 3.2..... 60

<b>Figura 3.4.</b> RDA da matriz da vegetação vs. métricas com efeito significativo no estrato superior. As siglas das métricas da paisagem e das variáveis da vegetação estão conforme as tabelas 3.1 e 3.2.....	<b>61</b>
<b>Figura 4.1.</b> Mapa do Brasil com destaque para a região leste e nordeste da Amazônia, indicando as áreas estudadas e o desmatamento identificado pelo PRODES em 2016 (INPE 2016).....	<b>69</b>
<b>Figura 4.2.</b> Proporção de espécies hiperdominantes (vermelho) em cada estrato e ambiente.....	<b>72</b>
<b>Figura 4.3.</b> Percentual de espécies não-indicadoras e indicadoras. Os valores representam o percentual de espécies indicadoras de 01 até 05 áreas.....	<b>74</b>
<b>Figura 4.4.</b> Proporção de espécies hiperdominantes (HD), dominantes (dom) e não dominantes (ndom) em (A) pastos, (B) florestas secundárias e (C) florestas. As áreas estão ordenadas da mais conservada (Pacajá) para a menos conservada (Guamá).....	<b>75</b>
<b>Figura 4.5.</b> Análise de correspondência indicando as áreas estudadas e os gradientes de espécies entre elas. Espécies em verde = florestais; espécies em laranja = pioneiras.....	<b>76</b>
<b>Figura 4.6.</b> Proporção de espécies hiperdominantes florestais (verde) e pioneiras (laranja) em (A) pastos, (B) florestas secundárias e (C) pastos, nos 3 estratos. As áreas estão ordenadas da mais conservada (Pacajá) para a menos conservada (Guamá).....	<b>77</b>

## 1. CONTEXTUALIZAÇÃO

A importância das espécies mais abundantes nas florestas tropicais ficou em evidência com a descoberta de um grupo de espécies abundantes que dominam as comunidades arbóreas em largas escalas na Amazônia ocidental, esse padrão foi chamado de oligarquia de árvores (PITMAN et al., 2001, 2013). Apesar dos questionamentos sobre esse padrão (como TUOMISTO et al., 2003), recentemente, algumas publicações evidenciaram a existência de um pequeno grupo de espécies que detêm 50% dos indivíduos arbóreos (TER STEEGE et al., 2013) e de toda biomassa (FAUSET et al., 2015) da região amazônica, alcunhando-as de espécies hiperdominantes. Esse padrão também foi encontrado por Hubbell (2013) em florestas na Ilha de Barro Colorado. Esse grupo de espécies é responsável por boa parte da produção dos mais diversos recursos florestais e da ciclagem de nutrientes, tendo papel chave em estudos focados na conservação da biodiversidade e dos processos ecossistêmicos.

Na Amazônia, a maior parte das áreas desmatadas se concentra na região conhecida como Arco do Desmatamento, que somada aos demais pontos de concentração de perda da vegetação (regiões urbanas, assentamentos e margens de estradas), somam quase 20% da área original do bioma (INPE, 2015). E, apesar dos esforços governamentais para conservação das florestas, previsões indicam que aprox. 40% da região será desmatada até 2050 (TER STEEGE et al., 2015). Em florestas tropicais, a degradação e, principalmente a fragmentação causada por esses processos antrópicos, já são apontadas como grandes responsáveis pela perda de espécies (RANDS et al., 2010).

Algumas dessas áreas possuem alguns dos mais antigos povoados da Amazônia, como a região do Rio Guamá e o Vale do Rio Acará, com os primeiros municípios criados no século 18, localizadas no nordeste do estado do Pará. É uma região formada por mosaicos heterogêneos dominados por pastagens, cultivos agrícolas (com predomínio de mandioca) e florestas secundárias, com muitos pequenos fragmentos florestais de floresta ombrófila densa de terras baixas (IBGE, 2004) com algumas áreas de grandes florestas contínuas (IBGE, 2016).

Outras áreas com histórico de ocupação derivado das frentes de colonização nos anos 70 e 80, foram transformadas em assentamentos para pequenos produtores, como o Projeto de Assentamento Benfica e as áreas de Palmares, Maçaranduba e Pacajá, todas localizadas no sudeste do Pará. O Projeto de Assentamento Benfica, localizado no município de Itupiranga; possui uma área de 10.026,00 hectares e localiza-se entre as

coordenadas 05°12'20" e 05°20'40" de latitude Sul e 49°56'40" e 49°48'00" de longitude Oeste, a 70 Km da Rodovia Transamazônica (SAMPAIO, 2010). Os pequenos produtores foram assentados em 1994 sobre uma área de 6.000 ha. Sampaio et al., (2006) caracterizou a paisagem de Benfica como um mosaico de diferentes coberturas, como florestas de terra firme, florestas ripárias, florestas secundárias, brejos, pastos e roças; os fragmentos florestais apresentavam cerca de três hectares, na época a área florestal correspondia 27,98% da cobertura vegetal. Essa área também já foi estudada por Barot et al., (2005), Coelho (2012, 2013), Miranda et al., (2009), Mitja et al., (2008, 2017), Sampaio et al., (2006, 2010), Santos; Mitja (2011).

A área de Palmares refere-se à área do Projeto de Assentamento Palmares II, localizado no município de Parauapebas; foi instituído a partir da divisão do assentamento Palmares em 2001, este foi criado após uma ocupação do Movimento dos Sem Terra (MST) e a desapropriação de uma fazenda em 1995 (MORENO; GUERRA, 2012). O Palmares II é caracterizado por uma dinâmica de uso da terra acentuada e paisagem fortemente fragmentada, com manchas em tamanhos pequenos e médios. Todas as propriedades têm acesso às estradas e as residências são localizadas em uma vila próxima aos locais de cultivo; nesta paisagem não foi registrada a ocorrência de florestas conservadas, apesar de ainda ter o componente florestal importante na formação da paisagem (OSZWALD et al., 2011); os cultivos agrícolas têm grande importância nesta paisagem (DO VALE et al., 2015, 2017, 2018).

A área de Maçaranduba refere-se à área de uma comunidade dentro do Projeto Agroextrativista (PAE) Praia Alta Piranhiera, localizada no município de Nova Ipixuna; O PAE foi criado em 1997, porém a sua ocupação data de meados da década de 1970, incentivada pelo governo federal. A paisagem de Maçaranduba foi caracterizada pela presença marcante de pastos em diferentes estágios de desenvolvimento e florestas secundárias. As extensões de floresta concentram-se às margens dos rios e/ou distante da sede das propriedades (OSZWALD et al., 2011).

A área de Pacajá refere-se a uma área de colonização agrícola localizada no Travessão 338-Sul da Rodovia BR 230, mais conhecida como Rodovia Transamazônica, no município de Pacajá. Em 2011, esta área ainda possuía extensas áreas de floresta conservada (OSZWALD et al., 2011).

Algumas áreas de ocupação mais recente, como o Oiapoque, estado do Amapá, limite do Brasil com Guiana Francesa, refletem essa nova expansão do uso da terra na Amazônia, geralmente próximas a rodovias (no Oiapoque, BR-156) A paisagem é

dominada por florestas primárias (59,6% da área do município), mas também apresenta florestas secundárias (12,6%), pastagens (5,6%) e roças (1,5%) (SANTOS et al., 2017; MAFRA, 2015).

Em paisagens de florestas com intensa exploração humana, a fragmentação de habitats tende a isolar os remanescentes florestais afetando os processos como a dispersão de sementes e polinização (PREVEDELLO; VIEIRA, 2010; BREED et al., 2015). Nessas paisagens também ocorre a redução da área dos fragmentos florestais, alterando as condições microclimáticas dos mesmos (TUFF et al., 2016). Essas novas condições, associadas ao histórico de uso das áreas, iniciam um processo de homogeneização biológica, com paisagens dominadas por espécies pioneiras (TABARELLI et al., 2012), causando sérias perdas para a comunidade vegetal. Esse empobrecimento taxonômico e funcional em áreas degradadas reflete a redução de grandes árvores (LAURANCE et al., 2000) e o aumento de espécies com madeira leve (SANTO-SILVA et al., 2016), reduzindo a capacidade de estoque de carbono das florestas.

Como os padrões de hiperdominância são descritos para grandes escalas, investigar como são afetados pelos novos arranjos de uso da terra causados pela influência humana requer o uso de técnicas de sensoriamento remoto e ecologia de paisagem. A estrutura das paisagens, caracterizada pela composição (os componentes da paisagem) e configuração (o arranjo dos componentes), tem grande influência sobre os processos ecológicos (TURNER; GARDNER, 2015). As medidas que caracterizam as paisagens (métricas), têm sido amplamente usadas para compreender como os diferentes processos ecológicos são afetados pela fragmentação das florestas, ex. o sucesso na dispersão (AUFFRET et al., 2017), os padrões de abundância (MC GARIGAL; MC COMB, 1995) e probabilidade de sobrevivência (FAHRIG, 1998).

### **1.1. Objetivos e Hipóteses**

Esta tese objetiva gerar conhecimentos sobre os padrões de hiperdominância de espécies em paisagens antropizadas da Amazônia Oriental, buscando identificar como as diferentes configurações de uso da terra influenciam a hiperdominância.

A tese está dividida em cinco capítulos. Neste primeiro capítulo é apresentada a temática do estudo e também o plano de pesquisa representado por esta tese assim como, a unidade entre os capítulos subsequentes. Os capítulos seguintes (capítulos 2, 3 e 4) formam o corpo principal da tese. Tratam-se de capítulos independentes apresentados em forma de artigo, conforme é permitido nas normas da UFRA.

No capítulo 2 foi avaliado como os diferentes tipos de cobertura do solo influenciam os padrões de hiperdominância da abundância (que trataremos como HA) e hiperdominância da biomassa (que trataremos como HB) em uma região com longo histórico de ocupação antrópica na Amazônia oriental. Para isso levantamos a seguinte questão: Como os padrões de HA e HB descritos para florestas primárias diferem nas diferentes coberturas em paisagens antrópicas? Duas hipóteses foram testadas:

H1: Foi esperado efeito mais forte de HA e HB em áreas sob forte efeito antrópico, quando comparadas com áreas com uso menos intenso, principalmente no estrato superior.

H2: Em florestas secundárias, o estrato inferior é dominado por espécies pioneiras. O estrato médio das secundárias avançadas será similar às florestas quase primárias. No estrato superior, espécies HA com baixa densidade de madeira e médio porte serão maioria nas HB. Em florestas quase primárias, em todos os estratos, HA e HB terão relação quase linear, devido à baixa densidade populacional e grande porte das espécies.

No capítulo 3, para compreender como os padrões de dominância das comunidades vegetais são afetados pelos arranjos espaciais do uso da terra, foi avaliado o efeito da escala e configuração de uma paisagem antropizada sobre os diferentes estratos da vegetação, uma vez que eles representam grupos de espécies que são influenciados por diferentes fatores na escala local.

No capítulo 4 foram avaliadas sete paisagens antropizadas distribuídas pela Amazônia oriental com os objetivos de descrever os padrões de hiperdominância de espécies vegetais em diferentes paisagens agrícolas na Amazônia oriental e verificar como o grau de conservação das áreas pode afetar as relações de hiperdominância das comunidades vegetais. Uma hipótese foi testada:

H1: O grau de conservação das áreas, expresso pelo percentual de cobertura de florestas conservadas, terá efeito sobre a proporção de espécies hiperdominantes florestais ou pioneiras nas áreas estudadas.

Por fim, os padrões de hiperdominância da vegetação em paisagens agrícolas da Amazônia Oriental foram sintetizados, a partir dos três capítulos anteriores, nas considerações finais (Capítulo 5).

## 1.2. Referências

- AUFFRET, A. G. et al. Plant functional connectivity – integrating landscape structure and effective dispersal. **J Ecol**, 2017, v. 105, p. 1648–1656.
- BAROT, S.; MITJA, D.; MIRANDA, I. S. et al. Reproductive plasticity in an Amazonian palm. *Evolutionary Ecology Research*, 2005, vol. 7, p. 1051-1065.
- BREED, M. F. et al. Mating patterns and pollinator mobility are critical traits in forest fragmentation genetics. **Heredity**, 2015, v.115, p. 108–114.
- COELHO RFR, MIRANDA, IS, 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*, 2012, vol. 7, p. 251-282.
- COELHO, R.F.R.; MIRANDA, I.S.; MITJA, D. Conservação das florestas do Projeto de Assentamento Benfica, sudeste da Amazônia. **Ciência Florestal**, 2013, vol. 23, p. 1-17.
- DO VALE, I; MIRANDA, I.S.; MITJA, D. et al. Tree regeneration under different land use mosaics in the Brazilian Amazon's arc of deforestation. **Environ. Manag.**, 2015, vol. 56, p. 342–354.
- DO VALE, I.; MIRANDA, I.S.; MITJA, D.; SANTOS, G.G.A. Riqueza de plantas em mosaicos rurais na região do arco do desmatamento. Amazônia Oriental, Brasil. **Revista Espacios**, 2017, vol. 38(36), p. 29.
- DO VALE, I; MIRANDA, I.S.; MITJA, D. et al. Successional Processes In Agricultural Mosaics In The Eastern Amazon. **Agriculture Ecosystems & Environment**, 2018, vol. 256, p. 51-60.
- FAHRIG, L. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? **Ecological Modelling**, 1998, v. 105, p. 273-292.
- FAUSET S. et al. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. **Nature Communications**, 2015, vol. 6, p. 6857.
- HUBBELL, S. P. Tropical rain forest conservation and the twin challenges of diversity and rarity. **Ecology and Evolution**, 2013, vol. 3, p. 3263–3274.
- IBGE. Mapa de Vegetação do Brasil, 2nd edn. Governo Federal do Brasil, Rio de Janeiro. 2004.
- IBGE. Mapa de Cobertura e Uso da Terra do Brasil 2014., 1ª ed. Governo Federal do Brasil, Rio de Janeiro. 2016.
- INPE. Amazon Program - Monitoring the Brazilian Amazon by satellite: The PRODES, DETER, DEGRAD and TerraClass Systems, 2015. **Disponível em:** <www.inpe.br>. **Acesso em:** 03 jan. 2018.

- LAURANCE, W. F. et al. Conservation: rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, 2000, v. 404, p. 836.
- MAFRA, N.A. O processo sucessional na paisagem do Município do Oiapoque, Estado do Amapá. Dissertação de mestrado. PPGCF, Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, Pará, Brazil. 2015.
- MCGARIGAL, K.; MCCOMB, W. C. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. **Ecological Monographs**, 1995, v. 65, p. 235-260.
- MIRANDA, I.S.; MITJA, D.; SILVA, T.S. Mutual Influence of Forests and Pastures on the seedbanks in the Eastern Amazon. **Weed Research**, 2009, vol. 49, p. 499-505.
- MITJA, D.; MIRANDA, I.S.; VELASQUEZ, E. et al. Plant species richness and floristic composition change along a rice-pasture sequence in subsistence farms of Brazilian Amazon (Benfica, State of Pará). **Agriculture, Ecosystems & Environment**, 2008, v. 124, p. 72-84.
- MITJA, D, DELAÎTRE, E.; SANTOS, A.M. et al. Satellite Images Combined with Field Data Reveal Negative Changes in the Distribution of Babassu Palms after Clearing off Amazonian Forests. **Environmental Management**, 2017, v. 56, p. 1-16.
- MORENO, G.D.S.; GUERRA, G.A.D. O drama da instalação de famílias agricultoras na mesorregião sudeste paraense. **NERA**, 2012, p. 15:21.
- 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 Trop.**, 2011, v. 307, p. 8–21.
- PITMAN, N. C. et al. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. **Ecology**, 2001, vol. 82, p. 2101-2117.
- PITMAN, N. C.; SILMAN, M. R.; TERBORGH, J. W. Oligarchies in Amazonian tree communities: a ten-year review. **Ecography**, 2013, v. 36, p. 114-123.
- PREVEDELLO, J. A.; VIEIRA, M. V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. **Biodiversity and Conservation**, 2010, v. 19, p. 1205–1223.
- RANDS, M. R. W. et al. Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. **Science**, 2010, v. 329, p. 1298–1303.
- SAMPAIO, S.M.N.; Laques, A.E.; COELHO, R.F.R. et al. Tipos de paisagens: um instrumento de identificação e avaliação de sistemas agroflorestais em assentamentos rurais na mesorregião Sudeste paraense (PA). 2006. In: Congresso Brasileiro De Sistemas Agroflorestais, Campos dos Goytacazes, RJ. Sistemas agroflorestais: bases científicas para o desenvolvimento sustentável.

- SAMPAIO S.M.N.; MIRANDA, I.S.; LAQUES, A.E. et al. Complexidade das paisagens do Projeto de Assentamento Benfica, sudeste paraense, Estado do Pará. *Geografia*, 2010, vol. 35(3), p. 589-604.
- SANTOS, G.G.A.; OLIVEIRA, M., MIRANDA, I.S. Efeitos da escala e configuração da paisagem sobre comunidades vegetais em uma paisagem antropizada no nordeste da Amazônia. *Revista Espacios*, 2017, p. 38:27.
- SANTOS, A.M.; MITJA, D. Pastagens arborizadas no projeto de assentamento Benfica, município de Itupiranga, Pará, Brasil. *Revista Árvore*, 2011, vol. 35, p. 919-930.
- SANTO-SILVA, E.E., et al. Habitat fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plant Ecology*, 2016, v. 217, p. 1129-1140.
- 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*, 2012, v. 155, 136–140.
- TER STEEGE, H., et al. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 2013, v. 342, p. 1243092.
- TER STEEGE, et al. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. *Science advances*, 2015, vol. 1, p. e1500936.
- TUFF, K. T.; TUFF, T.; DAVIES, K. F. A framework for integrating thermal biology into fragmentation research. *Ecol. Lett.*, 2016, v. 19, p. 361–374.
- TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 2003, v. 299, p. 241-244.
- TURNER, M. G.; GARDNER, R. H. *Landscape Ecology in Theory and Practice - Pattern and Process*. Verlag New York: Springer. 2015.

## 2. RELATIONSHIPS BETWEEN PLANT HYPERABUNDANCE AND HYPERDOMINANCE IN OLD AGRICULTURAL LANDSCAPES IN EASTERN AMAZONIA <sup>1</sup>

### Abstract

**Background:** Studies have shown the impact of hyperdominance in abundance (HA) and hyperdominance in biomass (HB) in Amazonian plant communities, but none has considered investigating how these patterns will be affected by human disturbances.

**Aims:** To evaluate how HA and HB patterns will change in different land cover types and how their relationship will be affected.

**Methods:** Vegetation was sampled considering five different land cover types in three layers. Aboveground biomass (AGB) was estimated using diameter at breast height and wood density (WD).

**Results:** The dominance of HA species decreased from inferior to upper layer and from crops to near-primary forests. All HA and HB species were pioneers, except for two shade tolerant species. Small and medium HA light wood species had great influence on plant community AGB in all forested cover types. The curves of accumulated abundance vs. AGB proved good descriptors of the relationship between HA and HB. DBHmax had moderate effect over AGB while WD is weakly related.

**Conclusion:** The long history of anthropization at the studied area has caused drastic changes in the HA and HB patterns. The almost totality of HA and HB species as pioneers in all layers and the similar responses of AGB vs. abundance of forested covers, reinforces the idea that pioneer proliferation in forests occurs at anthropized landscapes.

**Keywords:** forest layers; biomass; land cover; pioneer proliferation; wood density

---

<sup>1</sup> Este capítulo segue as normas do periódico *Journal of Plant Ecology and Diversity*, no qual está aceito com revisão.

## 2.1 Introduction

The functional role of the most abundant species in a plant community has been a major point in ecology and has encouraged research on how to describe and compare structure and diversity in forests, discuss which factors predominate in plant dynamics, determine what the most important species for biogeochemistry cycles are and suggest guidelines to ecosystem conservation. The importance of the most abundant species in tropical forests came into highlight with the report of a subset of common species that dominated tree communities in large scales in the western Amazon basin, called trees oligarchies (Pitman et al. 2001, 2013).

Although some works question this pattern suggesting other forms of species arrangement (as Tuomisto et al. 2003), Hubbell et al. (2013) and ter Steege et al. (2013), analyzing plant communities in different tropical forests, found very similar results. Both studies identified that very few species (2.94% and 1.4%, respectively) comprise 50% of all forest stems, named by ter Steege et al. (2013) as hyperdominants.

This pattern of species distribution in tropical forests has important ecological and conservation implications, mainly considering the species role as a carbon sink. Fauset et al. (2015) observed that 5.3% of Amazonian species retained 50% of the total forest biomass and that 6.4% are responsible for half of the regional productivity, being key species to all ecological relationships in forests and composing much of the forest structure.

Although very useful, the hyperdominance pattern showed by ter Steege et al. (2013) and Fauset et al. (2015) was influenced by the fact that their research was conducted in undisturbed forests, excluding more than 18.4% of the Amazon forest that are under high anthropic impact (Pereira et al. 2010). In addition, according to predictions, those areas are likely to expand significantly over the conserved forests in the next few decades (Rosa et al. 2015).

Highly degraded regions that suffered severe forest fragmentation have been transformed into new anthropic landscapes with different land covers (Vieira et al. 2003). In these landscapes, the anthropogenic effects from agriculture, cattle ranching and extractivism has altered the microclimatic conditions of the forest fragments (i.e., edge effect; Laurance et al. 2002), and by isolating these forest remnants, have hindered disperser (Prevedello and Vieira 2010) and pollinator (Breed et al. 2015) mobility, and have intensified logging (Tabarelli et al. 2004) and hunting (Peres et al. 2001).

The long-term effects of these landscape changes seem to initiate the process of pioneer-species biotic homogenization (Tabarelli et al. 2012), causing serious losses to plant community diversity. During this process, the forest remnants are dominated by a few pioneer plant species, having been transformed into a functionally homogeneous species subset from the original community (Santos et al. 2008). These changes affect in different ways the stages of plants life (Rigueira et al. 2013), as adult trees are more resilient to change, while seedlings and juvenile assemblages are more affected by recent changes in the landscape (Metzger et al. 2009).

In some aspects, this process of “species filtering” resembles to what happens in natural areas under strong environmental stress, as swamps (Pitman et al. 2014), white-sand (Fine et al. 2010) and dry forests (Arellano et al. 2014). At these areas, few species highly adapted dominates the communities strengthening the influence of oligarchic (or hyperdominant) species. This taxonomic and functional impoverishment of degraded areas reflects in the loss of large individuals ( $> 60$  cm DBH) (Laurance et al. 2000), in the increase of light wood species (Santo-Silva et al. 2016), and so, reducing the forest’s carbon stock capacity. All these floristic and structural modifications affects the distribution of individuals and biomass between species, probably affecting the HA and HB patterns.

In this scenario, the present study aimed to answer the following questions: (1) How HA and HB patterns will change in different layers and land cover types? A stronger HB and HA is expected in inferior layers and areas under intense anthropic effects, e.g., crops, pastures and initial secondary forests, which become weaker in upper layer and in areas with less impact of land use. (2) How are HB and HA relationships affected by the land cover types? In pastures and crops, a very few cultivated species will dominate abundance. In forest environments, this relationship will vary between upper, medium and inferior layers and will be highly affected by wood density and species size (DBHmax). In secondary forests, the HA species of the inferior layer will be dominated by pioneer species. At the medium layer, advanced secondary forests will be more similar to near-primary forests. At the upper layer, HA species with lower wood density and small-medium sized individuals will also be the majority of HB species, but species with few individuals and high DBHmax will also be HB. In near-primary forests, in all layers, HA and HB will have a positive and almost linear correlation, due to more balanced influence of abundance (lower individual densities) and biomass (larger size and heavier wood density) of each species.

## 2.2 Methods

### 2.2.1. Study area

This study was conducted in the Guamá River basin, located in the northeast of Pará state, Brazil (Fig 2.1). This is one of the oldest agricultural settlement regions in Amazonia, with the first municipalities created in the 18th century. A very heterogeneous mosaic is formed in this region dominated by pastures, agricultural crops and secondary forests associated with a few large and many small forest remnants of dense lowland ombrophilous vegetation (IBGE 2004). Only 39% of the area is covered by advanced secondary forests and near-primary forests (forests that suffered inner anthropic effects; as described by Schulze et al. 2004). Approximately 85% of the forest fragments are smaller than 100 ha, and the 10 largest fragments (6300 ha – 79370 ha) retain 60% of the forest.

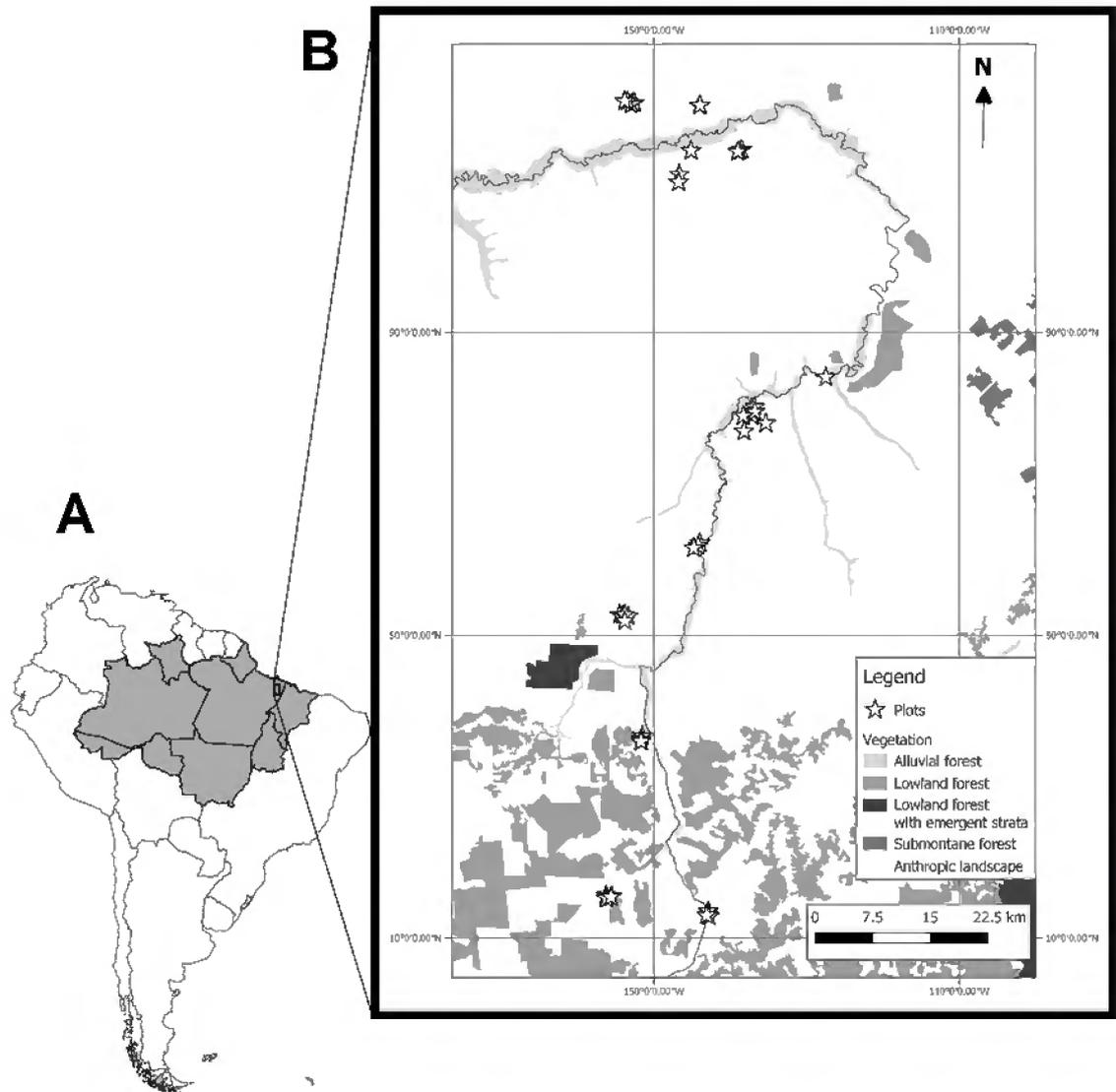
The study area has a humid equatorial climate (temperature > 18°C with two dry months) (Nimer 1979). Mean annual precipitation varies spatially, with 2000 mm/year in the southern areas, gradually increasing to the north, and hitting 2500 mm/year in the northwest (Pinto et al. 2011). The predominant soil type is yellow dystrophic latosol (IBGE 2015).

### 2.2.2. Data collection

Nine small agricultural farms, randomly distributed, at the upper, middle and lower Guamá River basin, were inventoried in July 2014. At each property, were studied the following land covers: Cassava crops (predominant in the region), degraded pastures (pastures with degraded soils), initial secondary forests (ISF; < 20 years), advanced secondary forests (ASF; > 20 years) and near-primary forests (NPF; forest remnants with some anthropic disturbance history, plots > 100 m from forest edges). The secondary forests were classified according to Salomão et al. (2012).

For the inventory of the vegetation, 45 plots (5 land covers x 9 agricultural farms) were sampled in three layers. A plot of 10 x 50 m was used for the upper layer (individuals with Diameter at Breast Height - DBH > 10 cm) inventory, a subplot of 5 x 50 m was established for the medium layer (height > 2m and DBH < 10 cm), and finally, 10 subplots of 1 m<sup>2</sup> were distributed in the center of the plot for the inferior layer inventory (between 0.1 and 2 m height). For the upper and medium layers, we measured the DBH (1.3 m

above the soil) of all trees and for the inferior layer we counted all trees, shrubs and herbaceous individuals, considering, in the case of grasses, each tussock as one individual.



**Figure 2.1.** Vegetation map, study plots and isohyets (mean annual precipitation between 1977-2006) of the study area. **A**= South America; **B** = Legal Amazonia; **C** = Study area.

A parataxonomist identified all individuals and, when necessary, a sample was taken for identification at João Murça Pires Herbarium, of Museu Paraense Emílio Goeldi. The botanical names correction was made using TROPICOS ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)).

To estimate each individual biomass of the medium and upper layers, it was applied a model proposed for moist forests by Chave et al. (2014):  $AGB = \exp[-1.803 - 0.976E + 0.976 \ln(WD) + 2.673 \ln(DBH) - 0.0299 [\ln(DBH)^2]]$ . Where: AGB = aboveground biomass; E = is a measure of environmental stress; DBH = diameter at breast height; WD = wood density. E was obtained from a global gridded layer at 2.5 arc sec resolution, available at [http://chave.ups-tlse.fr/pantropical\\_allometry.htm](http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm). As the species wood density (WD) is one of the model parameters, we used values obtained from the Global Wood Density Database (GWDD). To species unlisted in the GWDD, we used the mean value of the genus and family, as done by Fauset et al. (2015).

### 2.2.3. Data analysis

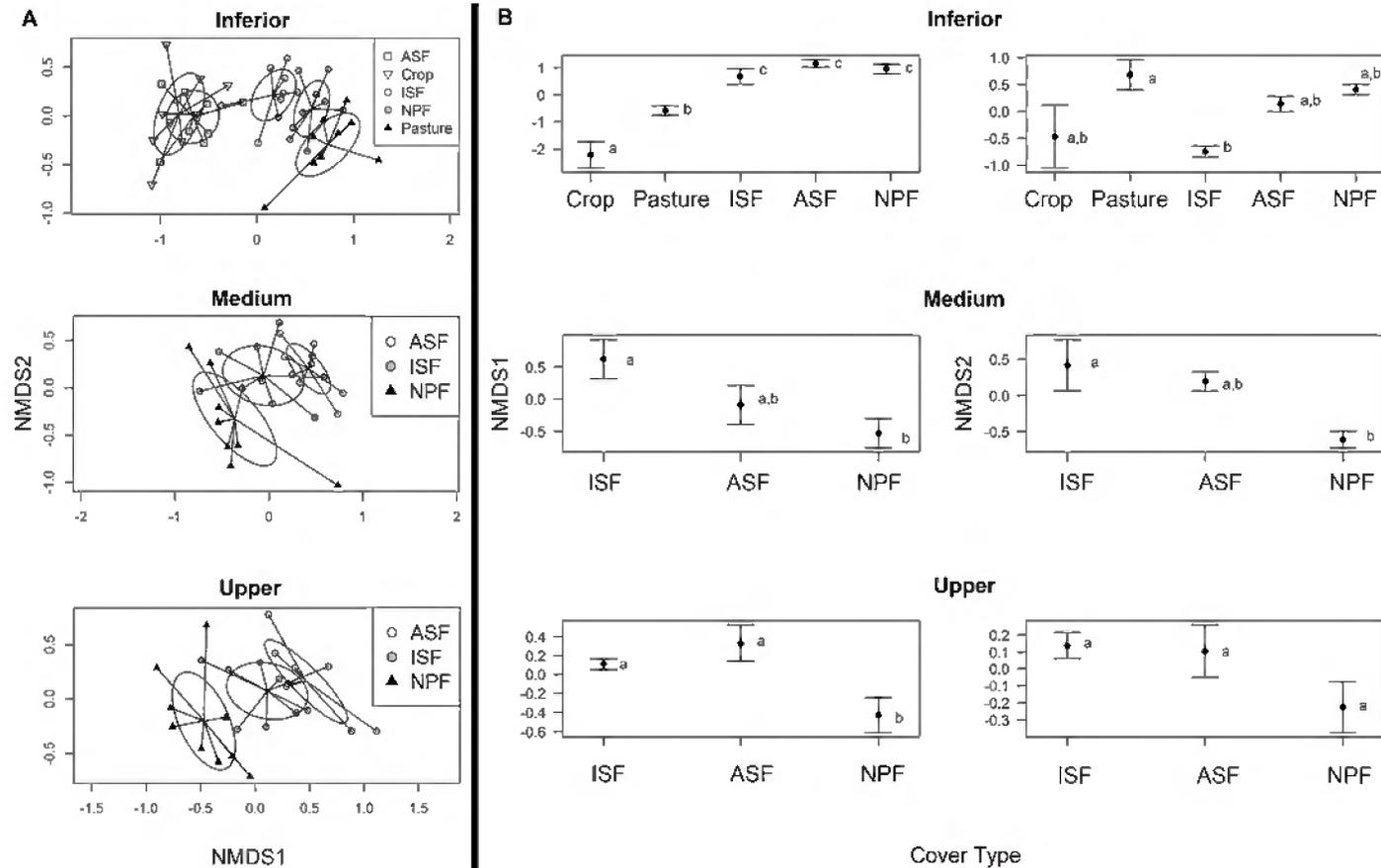
To analyze the HA and HB vegetation patterns two approaches were used: a landscape-level and a plot-level approach. At the landscape-level, abundance and AGB of all the plots were summed per species in each land cover type. The summed values of abundance and AGB were used to calculate the percentage of HA and HB between species in each land cover type.

At the plot level, to check the consistency of land cover groups, a NMDS was performed (using two dimensions and Bray Curtis dissimilarity) with a log (x+1) matrix of 182 species (inferior), 140 (medium) and 79 species (upper) abundances (Fig. 2.2a), removing the unique species (with frequency = 1) followed by an envfit test. Although envfit indicates the existence of the “cover effect”, it does not show the between-groups differences, for that, we used the NMDS scores in an ANOVA and Tukey HSD tests (Fig. 2.2b). Both analyzes were performed in R 3.3.1, with vegan and stats packages.

To test if there is significant difference of HA and HB between land covers and layers, we used a two-way ANOVA considering the proportion of HA and HB species at each plot vs. cover type \* layer, followed by a Tukey HSD test. In addition, the relationship of relative abundance (rel. abundance) and relative AGB (rel. AGB) were tested (simple linear regression) and relationship of abundance and AGB vs DBHmax+WD (multiple linear regression) were tested separately. The regressions were applied using the abundance (or rel. abundance), AGB (or rel. AGB) and DBHmax for each specie per plot, considering each layer and land cover type. We applied the logit transformation in rel. abundance and rel. AGB from simple regressions and Box-Cox

method (within the package car) to normalize the residuals distribution of the multiple linear models.

HA and HB species were classified according to their growing forms (herbs, trees or lianas) and ecological groups (short- or long-lived pioneers and shade tolerant species), as proposed by Whitmore (1989). The ecological characteristics of species were obtained based on other studies of the same region (Amaral et al. 2009; Coelho et al. 2012).



**Figure 2.2.** **A**=Species abundance ordination (NMDS) by sample plots (n=45), of each land use/cover type in each layer (Inferior, Medium and Upper). NMDS with two dimensions and Bray Curtis dissimilarity, with a log (x+1) matrix of 182 species (inferior), 140 (medium) and 79 species (upper) abundances. Crop = Cassava crop; ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests. **B**=ANOVA with the scores from two NMDS axis vs. cover types. Different letters indicates significant differences (p < 0.05) in Tukey HSD.

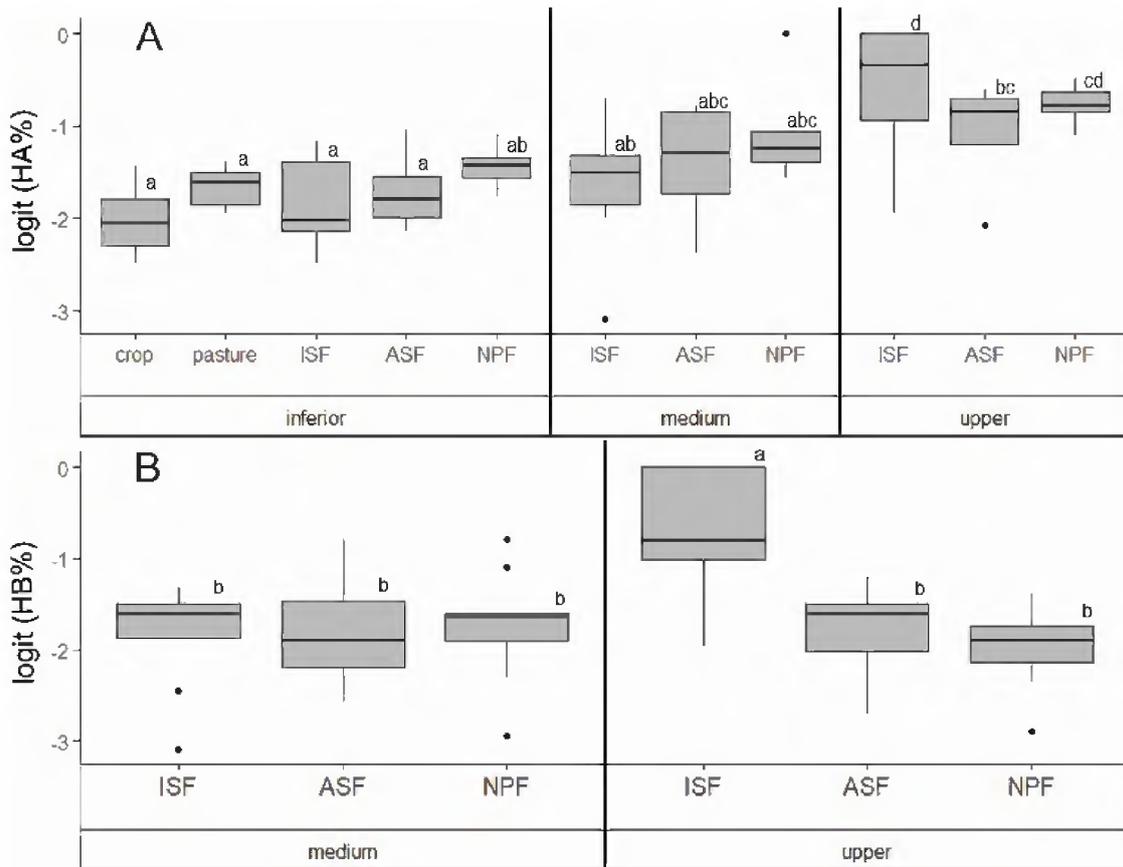
## 2.3 Results

In total, 7243 individuals were inventoried at inferior layer, 1930 at medium and 671 at the upper layer. The most common family in all layers was Fabaceae, followed by: Rubiaceae, Cyperaceae and Poaceae at inferior, Myrtaceae, Salicaceae and Euphorbiaceae at medium and Anacardiaceae, Lecythidaceae and Urticaceae at the upper layer. Among the genders, *Spermacoce*, *Acisanthera* and *Myrcia* were the most common at the inferior layer, *Inga*, *Myrcia* and *Vismia* at the medium and *Tapirira*, *Inga* and *Stryphnodendron* at the upper layer. The most abundant species at the inferior layer were *Acisanthera* sp., *Spermacoce verticillata* (L.) G. Mey. and *Rhynchospora ciliata* Vahl, at the medium, *Myrcia sylvatica* (G. Mey.) DC., *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy and *Inga heterophylla* Willd., and at the upper, *Tapirira guianensis* Aubl., *Stryphnodendron guianense* (Aubl.) Benth. and *Macrolobium bifolium* (Aubl.) Pers.

### 2.3.1. HA and HB patterns

The percent of HA species significantly increased from inferior to upper layer and tends to increase from crops to NPF (Fig. 2.3a). No pattern for HB species was observed, only ISF were significantly higher than other covers (Fig. 2.3b). The HA and HB species proportion is higher at ISF's upper layer due to the small number of total species, which overvalues their importance. From the 186 species classified as HA and HB, only two were classified as shade-tolerant, and 70% were short-lived pioneers (Supplementary Material, Table 1).

The HA species in the inferior layer of pastures and crops were all short-lived pioneers, most herbaceous over woody species (Suppl. Table 1). Two herb species (*Acisanthera* sp. and *Spermacoce verticillata* L.) made up for 30% of the individuals in crops and were more abundant than the cultivated cassava (*Manihot esculenta* Crantz - 5.67%). In pastures, the most abundant species was an herb, *Fimbristylis* sp. (14.93%), followed by the two cultivated species from the genus *Urochloa*.



**Figure 2.3.** Boxplot with the logit percentage of HA and HB from each plot (n=45) at the different layers and cover types. Different letters indicates significant differences ( $p < 0.05$ ) after Tukey HSD. Crop = Cassava crop; ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests.

ISF also had only short-lived pioneers as HA, and also as HB, except for a few long-lived pioneer lianas (Suppl. Table 1). There were varied growing forms at the inferior layer, with two *Myrcia* species as the most abundant. At the medium layer, four hyperabundant tree species (*Inga heterophylla* Willd., *Vismia guianensis* (Aubl.) Pers., *Myrcia sylvatica* (G.Mey) DC. and *Banara guianensis* (Aubl.)) were also HB. Tree species *Stryphnodendron guianense* (Aubl.) Benth. was HA and HB species at the upper layer.

At the ASF, 18-27% of HA species were long-lived pioneers and the others were short-lived (Suppl. Table 1). *Olyra latifolia* L. (herb) comprised 11.46% of the inferior layer individuals, while other species were evenly distributed. At the medium layer, the majority of HA species were also HB, with one HB shade-tolerant tree, *Geissospermum*

*laeve* (Vell.) Miers. At the upper layer, only the trees *Tapirira guianensis* Aubl., *Inga alba* Sw.) Willd. and *Stryphnodendron guianense* were HA and HB.

At the NPF, half of the HA/HB species were classified as long-lived pioneers and just one HA was classified as shade tolerant (the herb *Heliconia acuminata* L.C.Rich.) (Suppl. Table 1). Inferior layer HA species showed uniform distribution (*Bauhinia guianensis* Aubl., *Eschweilera coriacea* (DC.) S.A.Mori and *Olyra latifolia*). At the medium and upper layer, the majority of HA species were also HB.

**Table 2.1.** Total values of hyperabundance (HA) and hyperdominance (HB) percentages at different layers and land cover types. Crop = Cassava crop; ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests.

Layer	Richness	Cover	HA(%)	HB(%)
<b>Inferior</b>	111	Crop	5,40	-
	69	Pasture	7,25	-
	124	ISF	8,87	-
	126	ASF	8,73	-
	138	NPF	11,59	-
<b>Medium</b>	87	ISF	10,34	8,05
	130	ASF	12,30	10,00
	152	NPF	15,78	11,18
<b>Upper</b>	26	ISF	15,38	7,69
	74	ASF	14,86	8,11
	114	NPF	16,67	7,02

### 2.3.2. Relationships between HA and HB

The HA species retained 42.5% (ISF), 47.8% (ASF) and 54.4% (NPF) of the AGB at the medium layer (Fig. 2.4a). At the upper layer, they retained 49.1% (ISF), 36.9% (ASF) and 56.6% (NPF) of the AGB (Fig. 2.4b).

The HB species retained a lower percent of individuals at medium layer, holding 38.8% (ISF), 39.6% (ASF) and 35.5% (NPF) (Fig. 2.4c). An even smaller percent was retained at the upper layer, 27.9% (ISF), 20.1% (ASF) and 20.3% (NPF) (Fig. 2.4d).

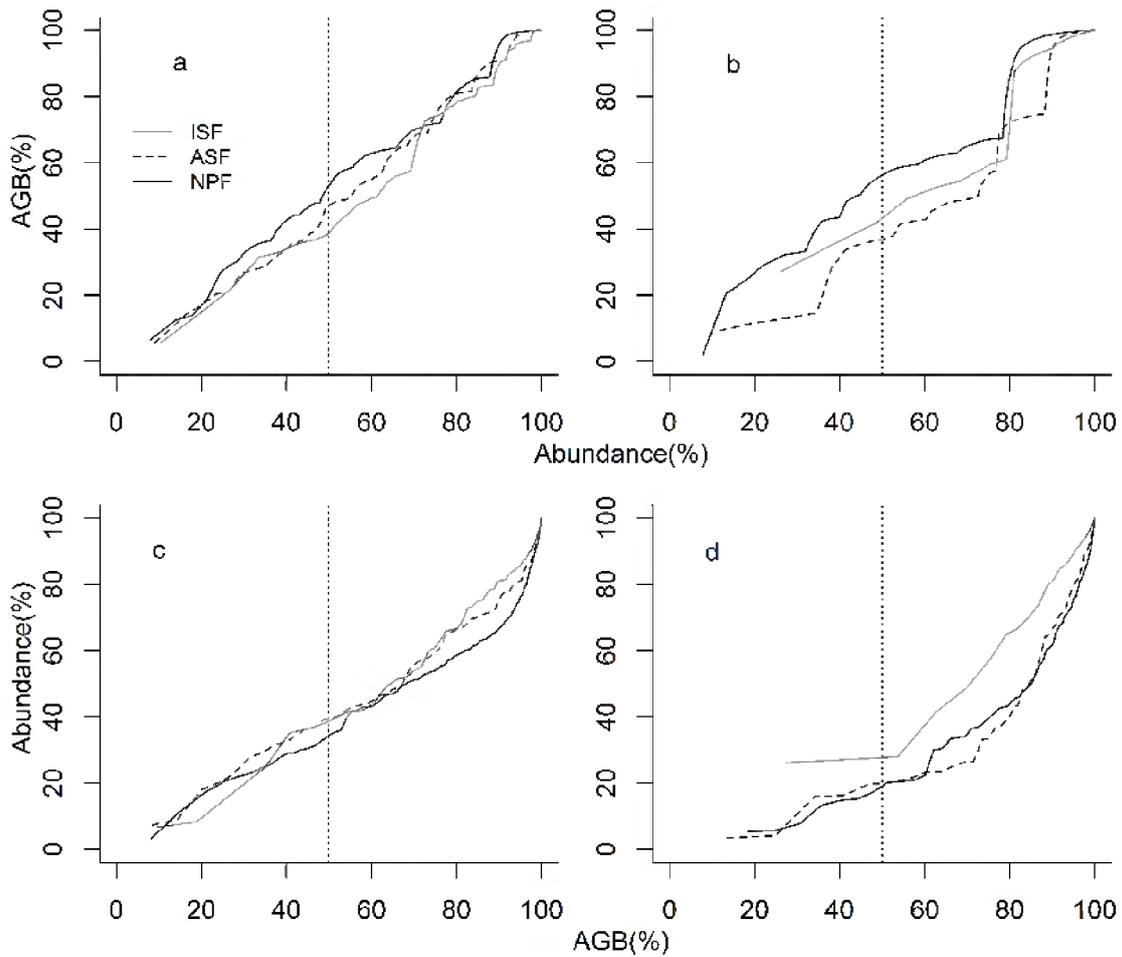
The adjusted  $R^2$  values indicated a moderate-to-strong linear relation between relative AGB and relative abundance in the ISF (medium:  $R^2 = 0.5875$ ,  $p < 0.0001$ ; upper:  $R^2 = 0.6543$ ,  $p < 0.0001$ ). ASF and NPF showed regular adjustments at the medium layer ( $R^2 = 0.4207$ ,  $p < 0.0001$  and  $R^2 = 0.3837$ ,  $p < 0.0001$ , respectively) and weak ones at the upper layer ( $R^2 = 0.2848$  e  $R^2 = 0.2095$ ) (Fig. 2.5).

The WD does not appear to be related with HA and HB patterns (Table 2.2), but DBHmax seems to affect HB. When ranked the species in decreasing order by DBHmax, few species with larger individuals retained 50% of AGB. At the medium layer, the percentage of large species varied from 7.69 to 12.16% and, at the upper layer, 14.94% to 17.10% (Table 2.2).

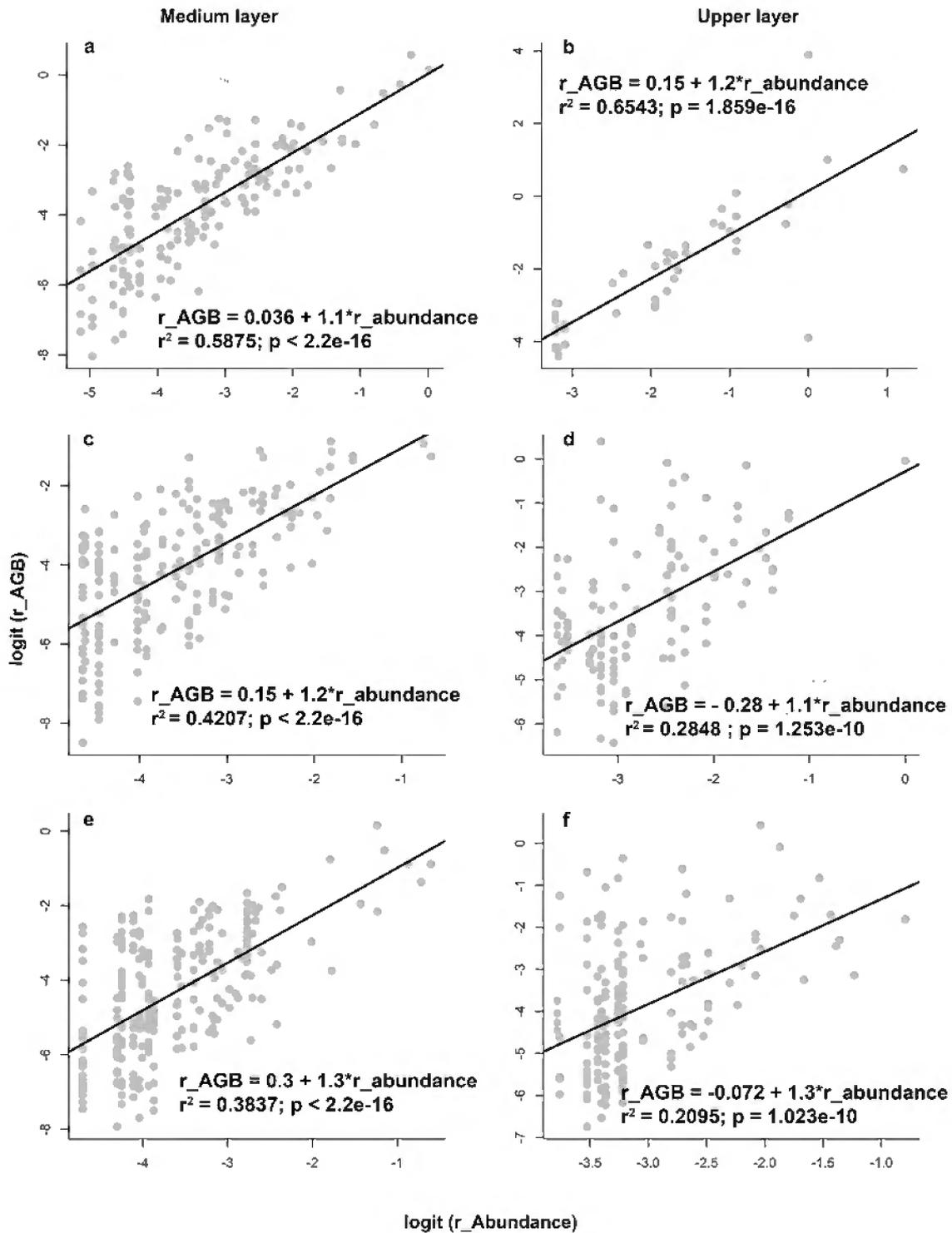
The multiple linear regression analysis indicated that species abundance is not related to WD and DBHmax. AGB is moderately affected by DBHmax in medium layer (ISF:  $R^2= 0.4764$ ; ASF:  $R^2= 0.4047$ ; NPF:  $R^2= 0.3996$ ), and by DBHmax+WD at ASF and NPF in superior layer (ASF:  $R^2= 0.3724$ ; NPF:  $R^2= 0.4341$ ) (Suppl. Fig. 1). This “just moderate” influence might be due to the high variation intra and interspecific of the DBHmax (Fig. 2.6). All other regressions indicated lower or non-significant adjustment values.

**Table 2.2.** Total proportion (%) of hyperabundance (HA) and hyperdominance (HB) species, when ordered by wood density (WD) and the maximum DBH population value (DBHmax) in different cover types and layers. ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests.

Layer	DBHmax		WD	
	Species HA(%)	Species HB(%)	Species HA(%)	Species HB(%)
<b>Medium</b>				
ISF	31,03	14,94	63,22	57,47
ASF	29,23	16,15	52,31	47,69
NPF	32,89	17,10	54,60	55,92
<b>Upper</b>				
ISF	26,92	7,69	50,00	53,85
ASF	39,19	12,16	58,11	51,35
NPF	32,45	8,77	52,63	35,09



**Figure 2.4.** Cumulative percentage (decreasing order) of species abundance vs. aboveground biomass (AGB) at medium (a) and upper layer (b). Cumulative percentage (decreasing order) of AGB vs. abundance at medium (c) and upper layer (d). Vertical dashed line delineates 50% of abundance (a and b; behavior of hyperabundance) and 50% of biomass (c and d; behavior of hyperdominance). ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests.



**Figure 2.5.** Relationships between plant species relative aboveground biomass ( $r_{\text{AGB}}$ ) and relative abundance ( $r_{\text{Abundance}}$ ) of each cover types at medium and upper layer. ISF = initial secondary forest at medium (a;  $n=163$ ) and upper layer (b;  $n=44$ ); ASF = advanced secondary forest at medium (c;  $n=229$ ) and upper layer (d;  $n=123$ ); NPF = near-primary forests at medium (e;  $n=247$ ) and upper layer (f;  $n=176$ ).



## 2.4 Discussion

In general, was observed that in old agricultural landscapes occurs a gradual increase in HA species proportion, from inferior to upper layer, and from the land covers with higher level to the lower level of anthropic influence. This pattern was related to the decrease of HA short-lived pioneers. Also, there is no variation between HB proportion at different layers or covers, but the AGB patterns were related to the DBHmax and in some cases also to WD.

### 2.4.1. How HA and HB patterns will change in different layers and land cover types?

The proportion of HA species (16.67%) in NPF were higher when compared to the 3.03% found in eastern Amazon forests (ter Steege et al. 2013), but is closer to proportion (11.30%) described by Fauset et al. (2015) to central-eastern Amazonia. This variation in HA percentages should occur because of the sampling effort and the sampling scale, where larger and wider sampling tends to include more individuals of the most abundant species than from the rare species. In addition, the increase in sampling scale, from local to regional, might detect in a more accurate way these patterns of species distribution. Thereby, reducing the proportion of species holding 50% of all individuals.

At the studied agricultural landscapes, the HA effect intensity is related to the forest layer and the degree of anthropic influence on land cover. This pattern occurs because the dynamic of younger individuals tends to reflect more rapidly the negative effects of landscape anthropization over plant communities (Rigueira et al. 2013; Metzger et al. 2009). Recently degraded areas and areas of intense use tend to have fewer HA species (i.e., greater HA effect) in the plant community. This pattern of dominant species reduction also happens in natural areas under high environmental stress (Pitman et al. 2014; Fine et al. 2010; Arellano et al. 2014).

All HA species were pioneer weeds (e.g., *Acisanthera* sp., *Spermacoce verticillata* and *Fimbristylis* sp.) in the crops and degraded pastures. Sometimes, these weeds were more abundant than the forage species, a common pattern in local pastures (Modesto and Mascarenhas 2001) and in other regions in Amazonia (Lacerda et al. 2013; Mafra 2015; Miranda et al. 2009).

At all forest layers, the changes in HA species ecological classification might be influenced by the successional stage of the forests. Short-lived pioneers dominate ISF and

are replaced by long-lived pioneers until they reach similar proportions in NPF.

Only two shade-tolerant species, *Heliconia acuminata* (inferior layer – NPF) and *Geissospermum laeve* (medium layer – ASF), were classified as HA and HB, respectively, in all study areas. This indicates that even the most conserved areas in the region (the NPF) have suffered impoverishment in plant communities. The disappearance of shade-tolerant species occurs rapidly in fragmented landscapes (Laurance et al. 2006a) and reduces plant diversity to a subset of the original floristic composition due to the proliferation of a pioneer species (Laurance et al. 2006b; Pütz et al. 2011). This pattern of pioneer species domination is well reported in landscapes with a long history of land use (Santos et al. 2008).

The HB of the upper layer species is not affected by changes in ecological groups composition changes, being the majority composed of pioneers in all land cover types. Moreover, as in other natural and anthropic landscapes, the biomass distribution is not just related to species functional attributes. Keeling et al. (2008) observed that in less fertile plots there is a weak relation between wood density and AGB due to a “general resource limitation”, the same factor might also be affecting the study area, since there is a predominance of degraded soils in the region due to the long history of land use. Also, the land use history plays an important role in forests biomass, areas that previously were cattle pasture burnt several times recovers the AGB slowly (Wandelli and Fearnside 2015).

#### 2.4.2. How are HB and HA relationships affected by the land cover types?

The accumulated percentage of abundance vs. AGB curves (Fig. 2.4) proved to be a good descriptor of the relationship between these variables, and it also indirectly showed other structural characteristics of the communities. The different forest covers are very similar at the medium layer, and the linear regression models between relative abundance vs. relative AGB had moderate  $r^2$  (Fig. 2.5) and the accumulation curves behaved almost like straight lines. At the upper layer, this relation does not seem linear, and the three forest covers had similar patterns. These nonlinear variations occurred due to individual size variations among species, causing different responses in the abundance/AGB relations.

The effect of large individual species on plant community AGB was reported by Paula et al. (2011), Costa et al. (2012), Slik et al. (2013) and Fauset et al. (2015) and also had a great an influence on this study, where the majority of HB species also have higher

DBHmax values. For example, *Couratari guianensis* is the largest specie (64 of DBHmax) of ISF and holds 26% of AGB with only two individuals at the upper layer. Also, *Sterculia pruriens*, the largest one in ASF, holds 11,29% of AGB with only one individual. At the upper layer in the ISF, two species (from 26) with the largest individuals had 50% of the AGB, and in NPF, ten species (from 114) had the same percentage of the AGB. The “few large individual species effect” is easily noted with the quick increase of AGB at the end of the abundance vs. AGB curves (Fig. 2.3b). Additionally, at the initial part of the AGB vs. abundance curves (Fig. 2.3d), the curve only increases vertically (i.e., increase in abundance) after approx. 60% of accumulated AGB.

Despite the clear influence of individuals size on the studied plant communities, moderate values of  $R^2$  were found from linear regression models between DBHmax and AGB. As DBHmax is based on estimated maximum species size, i.e. the larger individuals, probably the effects from different anthropic agents and history (Williamson et al. 2012) caused great intraspecific variation in size. This effect increased data noise, reducing the DBHmax quality as descriptor of AGB variation. In fact, were observed better  $R^2$  adjustments at medium layer, which showed smaller DBHmax intraspecific variation. This result is the opposite response of what was observed by Fauset et al. (2015), where the DBHmax worked as a good AGB descriptor in undisturbed forests.

It was expected that WD would have a main role on the patterns of plant AGB distribution because, contrary to what was observed in undisturbed forests (Fauset et al. 2015), the anthropic effect on vegetation would have a great influence on the floristic composition/functional attributes of the communities (Metzger 2000; Santos et al. 2008). However, the absence of shade-tolerant species, and the small role of long-lived pioneers, made the AGB stock concentrated in short-lived pioneer species, leading to low variability in WD.

In our hypothesis, it was predicted that different vegetation behaviors would be related to abundance and AGB, determined by land cover, however was observed the exact opposite. Even with variations in structure, composition and AGB, when the communities were analyzed using the ranked species behavior in curves of accumulated percentage of abundance vs. AGB, the following pattern was observed: high abundant species with small-medium size individuals contribute little to the AGB increment, causing the curve to grow almost linearly, and, near 80% of accumulated abundance, low abundant species with large sized individuals have great impact on AGB.

Actually, this shared pattern was expected to happen only in ISF. However, this common response to all the forested areas might possibly describe how the “pioneer proliferation effect”, i.e. the domination of pioneer species in HA and HB at all layers, homogenizes the vegetation structure and how it has significantly been affected by the few species with larger individuals.

This scenario of species and functional diversity loss among the HA and HB species has serious implications on forest resilience and the ecosystem processes related to it. The dominance of pioneer species causes several changes in regional carbon cycling (Chazdon et al. 2016) and must drastically affect the biogeochemical cycles of other nutrients. Furthermore, the fire susceptibility of degraded forests (Nepstad et al. 1999), added with the increase of forest burns in Amazonia due to climatic changes (Zhang et al. 2015) and the constant advance of human activities, tend to accelerate this process of biodiversity impoverishment, due to fragmentation (Laurance et al. 2011) and degradation of the Amazonian forests.

## **2.5 Conclusions**

The long history of anthropization at the studied area has caused drastic changes in the plant communities, by reducing diversity, plant AGB stock and affecting HA and HB patterns. First, the more intense the anthropic disturbance is on the area are, stronger is the HA effect, i.e., fewer species retain 50% of individuals.

The almost totality of HA and HB species as pioneers reinforces the idea that pioneer proliferation in forests occurs at fragmented and anthropized landscapes. This predominance, mainly for short-lived species, made all forest covers present similar patterns where curves of species ranked accumulated percentage of AGB and abundance. The similar pattern reflects how the process of long-term forest degradation modifies some functional attributes, as WD and individuals size, towards the homogeneity of these plant communities. To analyze all land covers while considering the different layers showed that, at all development stages, only few species highly adapted to human disturbances dominated the vegetation. Even at early stages (i.e., seedlings and saplings), were not found differences between ISF and NPF, indicating that, in old highly disturbed landscapes, there are very few individuals of new species to be dispersed beyond the few remnants in the plant communities, which were already impoverished and degraded.

## 2.6 References

- Amaral DD, Vieira ICG, Almeida SS, Salomão RP, Silva ASL, Jardim MAG. 2009. Checklist da flora arbórea de remanescentes florestais da região metropolitana de Belém e valor histórico dos fragmentos, Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 4:231-289.
- Arellano G, Cayola L, Loza I, Torrez V, Macía M.J. 2014. Commonness patterns and the size of the species pool along a tropical elevational gradient: insights using a new quantitative tool. *Ecography* 37:536–543.
- Breed MF, Ottewell KM, Gardner MG, Marklund MHK, Dormontt EE, Lowe AJ. 2015. Mating patterns and pollinator mobility are critical traits in forest fragmentation genetics. *Heredity* 115:108–114.
- Chave J, Réjou-Méchain M, Búrquez A, Chidumayo E, Colgan MS, Delitti WB, Duque A, Eid T, Fearnside PM, Goodman RC, et al (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global change biology* 20:3177-3190.
- Chazdon RL, Broadbent EN, Rozendaal DMA, Bongers F, Zambrano AMA, Aide TM, Balvanera P, Becknell JM, Boukili V, Brancalion PHS, et al. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2: e1501639.
- Coelho RFR, Miranda IS, Mitja D. 2012. Description of sucessional process at Benfica Settlement Project, Southeastern of State of Pará, Eastern Amazon. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 7:251-282.
- Costa LGS, Miranda IS, Grimaldi M, Silva Jr ML, Mitja D, Lima TTS. 2012. Biomass in different types of land use in the Brazil's 'arc of deforestation'. *Forest Ecology and Management* 278:101–109.
- Fauset S, Johnson MO, Gloor M, Baker TR, A Monteagudo, Brienens RJW, Feldpausch TR, Lopez-Gonzalez G, Malhi Y, ter Steege HT, et al. 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications* 6:6857.
- Fine PV, García-Villacorta R, Pitman NC, Mesones I, Kembel SW. 2010. A Floristic Study of the White-Sand Forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97:283-305.
- Hubbell SP. 2013. Tropical rain forest conservation and the twin challenges of diversity and rarity. *Ecology and Evolution* 3:3263–3274.

- [IBGE] Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (BR). 2015. Manual Técnico de Pedologia, 3rd ed. Rio de Janeiro (Brazil): Governo Federal do Brasil.
- [IBGE] Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (BR). 2004. Mapa de Vegetação do Brasil, 2nd ed. Rio de Janeiro (Brazil): Governo Federal do Brasil.
- Keeling HC, Baker TR, Martinez RV, Monteagudo A, Phillips OL. 2008. Contrasting patterns of diameter and biomass increment across tree functional groups in Amazonian forests. *Oecologia* 158:521-534.
- Lacerda F, Miranda I, Kato OR, Bispo CJC, Do Vale I. 2013. Weed dynamics during the change of a degraded pasture to agroforestry system. *Agroforestry systems* 87:909-916.
- Laurance WF, Camargo JL, Luizão RC, Laurance SG, Pimm SL, Bruna EM, Stouffer PC, Williamson GB, Benitez-Malvido J, Vasconcelos HL et al. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation* 144:56-67.
- Laurance WF, Delamônica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE. 2000. Conservation: rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404:836.
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ribeiro JELS, Giraldo GP, Lovejoy TE, Condit R, Chave J, Harms KE, et al. 2006a. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *PNAS* 103:19010–19014.
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade AC, Fearnside PM, Ribeiro JEL, Capret RL. 2006b. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469-482.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, Bruna EM, Didham RK, Stouffer PC, Gascon C, Bierregaard RO, Laurance SG, Sampaio E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605–618.
- Mafra NA. 2015. O processo sucessional na paisagem do Município do Oiapoque, Estado do Amapá [dissertation]. [Belém, BR]: Amazonian Federal Rural University.
- Metzger JP. 2000. Tree Functional Group Richness and Landscape Structure in a Brazilian Tropical Fragmented Landscape. *Ecological Applications* 10:1147–1161.
- Metzger JP, Martensen AC, Dixo M, Bernacci LC, Ribeiro MC, Teixeira AMG, Pardini R. 2009. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological conservation* 142:1166-1177.n

- Miranda IS, Mitja D, Silva TS. 2009. Mutual influence of forests and pastures on the seedbanks in the Eastern Amazon. *Weed Research* 49:499–505.
- Modesto-Jr. MS, Mascarenhas REB. 2001. Levantamento da infestação de plantas daninhas associada a uma pastagem cultivada de baixa produtividade no nordeste paraense. *Planta Daninha* 19:11-21.
- Nepstad DC, Verissimo A, Alencar A, Nobre C, Lima E, Lefebvre P, Schlesinger P, Potter C, Moutinho P, Mendoza E, et al. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398:505-508.
- Nimer E. 1979. *Climatologia do Brasil*, 1st ed. Rio de Janeiro (Brazil): IBGE.
- Paula MD, Costa CPA, Tabarelli M. 2011. Carbon storage in a fragmented landscape of Atlantic forest: the role played by edge-affected habitats and emergent trees. *Tropical Conservation Science* 4:349-358.
- Pereira D, Santos D, Vedoveto M, Guimaraes J, Verissimo A. 2010. *Factos florestais da Amazonia*. Belém (Brazil): Imazon.
- Peres CA. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490–1505.
- Pinto EJA, Azambuja AMS, Farias JAM, Salgueiro JPB, Pickbrenner K. 2011. *Atlas pluviométrico do Brasil: isoietas mensais, isoietas trimestrais, isoietas anuais, meses mais secos, meses mais chuvosos, trimestres mais secos, trimestres mais chuvosos*. Escala 1, 5:000.000. Brasília (Brazil): CPRM.
- Pitman NC, Andino JEG, Aulestia M, Cerón CE, Neill DA, Palacios W, Rivas-Tores G, Silman MR, Terborgh, JW. 2014. Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography*, 37:902-915.
- Pitman NC, Silman MR, Terborgh JW. 2013. Oligarchies in Amazonian tree communities: a ten-year review. *Ecography* 36:114-123.
- Pitman NC, Terborgh JW, Silman MR, Percy Núñez V, Neill DA, Cerón CE, Palacios WA, Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82:2101-2117.
- Prevedello JA, Vieira MV. 2010. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation* 19:1205–1223.
- Pütz S, Groeneveld J, Alves LF, Metzger JP, Huth A. 2011. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: a modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecological Modelling* 222:1986–1997.

- Rigueira DMG, da Rocha, PLB, Mariano-Neto E. 2013. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. *Biodiversity and conservation* 22:3141-3163.
- Rosa IMD, Purves D, Souza-Jr. C, Ewers RM. 2013. Predictive Modelling of Contagious Deforestation in the Brazilian Amazon. *PLoS ONE* 8:e77231.
- Salomão RP, Vieira ICG, Júnior SB, Amaral DD, Santana AC. 2012. Capoeira Class System: a proposal of classification system of successional stages of secondary forests for Pará state. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 7:297-317.
- Santos BA, Peres CA, Oliveira MA, Grillo AS, Alves-Costa CP, Tabarelli, M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141:249-260.
- Santo-Silva EE, Almeida WR, Tabarelli M, Peres CA. 2016. Habitat fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plant ecology* 217:1129-1140.
- Schulze CH, Waltert M, Kessler PJA, Pitopang R, Veddeler D, Mühlenberg M, Gradstein SR, Leuschner C, Steffan-Dewenter I, Tschardt T. 2004. Biodiversity Indicator Groups of Tropical Land-Use Systems: Comparing Plants, Birds, and Insects. *Ecological Applications* 14:1321-1333.
- Slik JWF, Paoli G, McGuire K, Amaral I, Barroso J, Bastian M, Blanc L, Bongers F, Boundja P, Clark C, et al. 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forest across the tropics. *Global Ecology and Biogeography* 22:1261-1271.
- ter Steege H., Pitman NCA, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, Phillips OL, Castilho CV, Magnusson WE, Molino JF, et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342:1243092.
- Tabarelli M, Peres CA, Melo FPL. 2012. The 'few winners and many losers' paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation* 155:136-140.
- Tabarelli M, Silva JMC, Gascon C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of Neotropical forests. *Biodiversity & Conservation* 13:1419-1425.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.

- Vieira ICG, Almeida AS, Davidson EA, Stone TA, Carvalho CJR, Guerrero JB. 2003. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazônia. *Remote Sensing of Environment* 87:470–481.
- Wandelli EV, Fearnside, PM. 2015. Secondary vegetation in central Amazonia: Land-use history effects on aboveground biomass. *Forest Ecology and Management* 347:140–148.
- Williamson GB, Bentos TV, Longworth JB, Mesquita RCG. 2012. Convergence and divergence in alternative successional pathways in Central Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* DOI:10.1080/17550874.2012.735714.
- Whitmore TC. 1989. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology* 70:536-538.
- Zhang K., Castanho ADA, Galbraith DR, Moghim S, Levine NM, Bras RL, Coe, MT, Costa MH, Malhi Y, Longo M, et al. 2015. The fate of Amazonian ecosystems over the coming century arising from changes in climate, atmospheric CO<sup>2</sup>, and land use. *Global Change Biology* 21:2569–2587.

## 2.7 Supplementary Material

**Supp. Table 1.** Hyperabundant and hyperdominant species at different layers and land cover types. Relative abundance (%Abun) and relative biomass (AGB%) of each specie, with absolute values in parenthesis. ¥ = pioneer herb, ¥¥ = short-lived pioneer shrub, \* = short-lived pioneer tree, £ = liana, \*\* = long-lived pioneer tree, + = shade tolerant herb, ++=shade tolerant tree. ISF = initial secondary forest; ASF= advanced secondary forest; NPF = near-primary forest

INFERIOR LAYER										
Crop		Pasture		ISF		ASF		NPF		
Species	% Abun	Species	% Abun	Species	% Abun	Species	% Abun	Species	% Abun	
<i>Acisanthera</i> sp. ¥	17.54 (483)	<i>Fimbristylis</i> sp. ¥	14.93 (183)	<i>Myrcia sylvatica</i> *	7.20 (94)	<i>Olyra latifolia</i> ¥	11.46 (125)	<i>Bauhinia guianensis</i> £	7.08 (61)	
<i>Spermacoce verticillata</i> ¥	13.55 (373)	<i>Urochloa</i> sp.¥	14.27 (175)	<i>Myrcia bracteata</i> ¥¥	6.67 (87)	<i>Myrcia sylvatica</i> *	6.14 (67)	<i>Eschweilera coriacea</i> **	6.50 (56)	
<i>Rhynchospora ciliata</i> ¥	6.76 (186)	<i>Urochloa brizantha</i> ¥	13.38 (164)	<i>Doliocarpus dentatus</i> £	6.60 (86)	<i>Doliocarpus dentatus</i> £	5.23 (57)	<i>Olyra latifolia</i> ¥	6.40 (55)	
<i>Manihot esculenta</i> ¥¥	5.67 (156)	<i>Elephantopus</i> sp. ¥	6.85 (84)	<i>Spermacoce verticillata</i> ¥	5.67 (74)	<i>Ocotea glomerata</i> **	4.58 (50)	<i>Protium pilosum</i> **	3.72 (32)	
<i>Chromolaena odorata</i> ¥¥	4.29 (118)	<i>Desmodium barbatum</i> ¥	6.20 (76)	<i>Spermacoce latifolia</i> ¥	5.52 (72)	<i>Inga edulis</i> **	3.94 (43)	<i>Ischnosiphon</i> sp. ¥	3.25 (28)	
<i>Spermacoce latifolia</i> ¥	3.96 (109)	<b>Sum</b>	<b>55.63 (682)</b>	<i>Faremea</i> sp. ¥¥	4.83 (63)	<i>Protium apiculatum</i> **	3.85 (42)	<i>Doliocarpus dentatus</i> £	3.02 (26)	
<b>Sum</b>	<b>51.76 (1425)</b>			<i>Serjania paucidentata</i> *	3.30 (43)	<i>Ischnosiphon obliquus</i> ¥	3.67 (40)	<i>Ischnosiphon laxus</i> ¥	3.02 (26)	
				<i>Lacistema pubescens</i> *	3.07 (40)	<i>Abarema mataybifolia</i> *	3.57 (39)	<i>Duguetia cadaverica</i> **	2.90 (25)	
				<i>Bauhinia guianensis</i> £	2.84 (37)	<i>Myrcia bracteata</i> ¥¥	3.48 (38)	<i>Inga edulis</i> **	2.67 (23)	
				<i>Prionostemma</i> sp. £	2.84 (37)	<i>Paullinia pinnata</i> £	2.84 (31)	<i>Inga alba</i> *	2.21 (19)	

				<i>Scleria pterota</i> ¥	2.84 (37)	<i>Memora magnifica</i> *	2.38 (26)	<i>Licania membranacea</i> * *	2.09 (18)		
				<b>Sum</b>	<b>51.38 (670)</b>	<b>Sum</b>	<b>51.14 (558)</b>	<i>Scleria</i> sp. ¥	1.97 (17)		
								<i>Bauhinia</i> sp. £	1.86 (16)		
								<i>Brosimum guianense</i> *	1.74 (15)		
								<i>Heliconia acuminata</i> +	1.51 (13)		
								<i>Macrolobium bifolium</i> *	1.51 (13)		
								<b>Sum</b>	<b>51.45 (443)</b>		

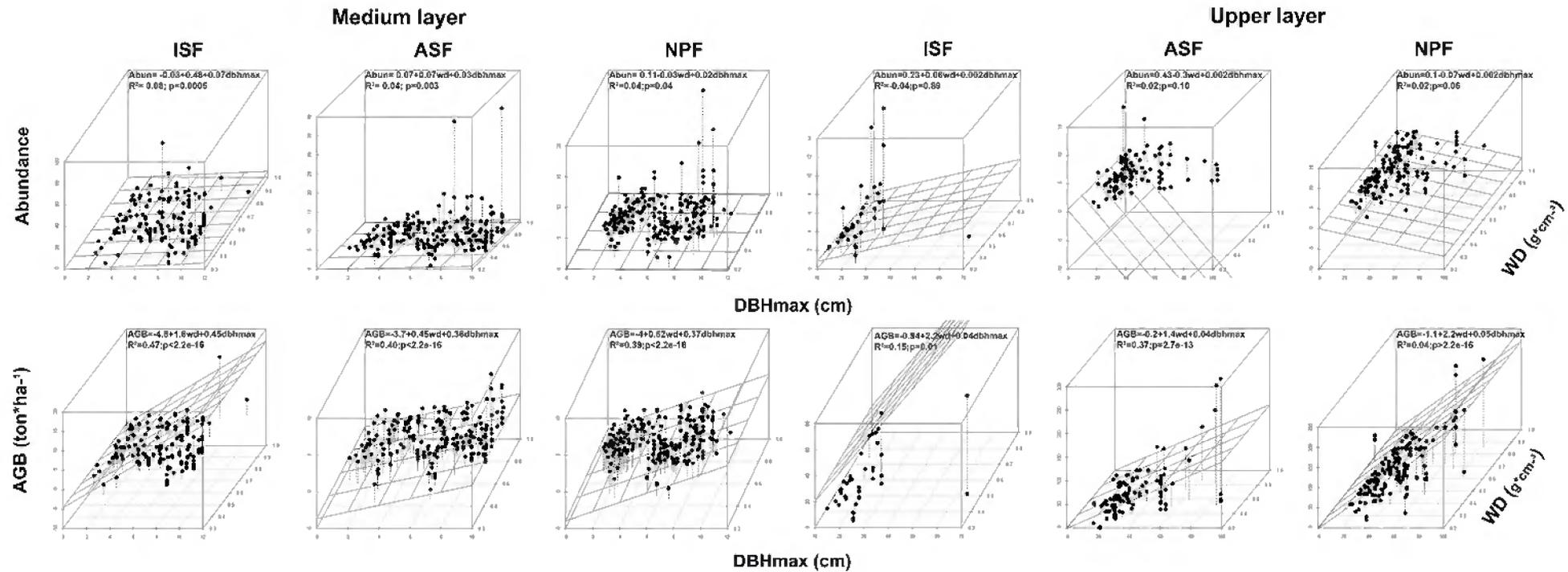
**MEDIUM LAYER**

ISF		ASF		NPF							
Species	%Abun	Species	% AGB (kg)	Species	% Abun	Species	% AGB (kg)	Species	% Abun	Species	% AGB (kg)
<i>Inga heterophylla</i> *	10.45 (88)	<i>Banara guianensis</i> *	9.63 (363.3)	<i>Aparisthmium cordatum</i> *	9.04 (52)	<i>Myrcia sylvatica</i> *	8.52 (286.9)	<i>Eschweilera coriacea</i> **	8.00 (41)	<i>Ocotea gracilis</i> **	8.20 (196.3)
<i>Vismia guianensis</i> *	9.38 (79)	<i>Chamaecrista xinguensis</i> *	9.24 (348.6)	<i>Myrcia sylvatica</i> *	7.30 (42)	<i>Chamaecrista xinguensis</i> *	5.84 (196.9)	<i>Mabea speciosa</i> *	5.84 (30)	<i>Eschweilera coriacea</i> **	6.69 (159.9)
<i>Myrcia sylvatica</i> *	7.01 (59)	<i>Vismia guianensis</i> *	9.04 (341.2)	<i>Eschweilera coriacea</i> **	3.83 (22)	<i>Aparisthmium cordatum</i> *	5.74 (193.6)	<i>Protium pilosum</i> **	3.90 (20)	<i>Mabea speciosa</i> *	5.85 (140.2)
<i>Banara guianensis</i> *	6.65 (56)	<i>Myrcia sylvatica</i> *	7.01 (264.5)	<i>Vismia guianensis</i> *	3.30 (19)	<i>Tapirira guianensis</i> *	5.27 (177.7)	<i>Bixa orellana</i> *	3.5 (18)	<i>Bixa orellana</i> *	4.87 (116.7)
<i>Casearia arborea</i> *	4.75 (40)	<i>Inga heterophylla</i> *	5.80 (218.1)	<i>Amphiodon effusus</i> **	2.95 (17)	<i>Vismia guianensis</i> *	3.25 (109.6)	<i>Ocotea gracilis</i> **	3.31 (17)	<i>Parkia discolor</i> **	3.20 (76.5)
<i>Guatteria poeppigiana</i> *	4.63 (39)	<i>Stryphnodendron guianense</i> *	5.68 (214.3)	<i>Nectandra cuspidata</i> **	2.78 (16)	<i>Eschweilera coriacea</i> **	2.93 (98.7)	<i>Inga capitata</i> *	1.95 (10)	<i>Henriettea succosa</i> *	2.78 (66.5)
<i>Myrcia bracteata</i> ¥¥	3.92 (33)	<i>Tapirira guianensis</i> *	3.85 (145.4)	<i>Tapirira guianensis</i> *	2.78 (16)	<i>Geissospermum laeve</i> ++	2.92 (98.3)	<i>Mabea subsessilis</i> *	1.95 (10)	<i>Gustavia augusta</i> *	2.48 (59.3)

<i>Margaritaria nobilis*</i>	2.73 (23)	<b>Sum</b>	<b>50,25 (1895.4)</b>	<i>Siparuna guianensis*</i>	2.78 (16)	<i>Inga alba*</i>	2.86 (96.5)	<i>Astrocaryum gynacanthum*</i>	1.55 (8)	<i>Inga umbellifera*</i>	2.04 (48.7)
<i>Inga alba*</i>	2.50 (21)			<i>Inga alba*</i>	2.43 (14)	<i>Casearia grandiflora*</i>	2.65 (89.6)	<i>Cordia scabrifolia**</i>	1.55 (8)	<i>Mabea subsessilis*</i>	2.00 (47.8)
<b>Sum</b>	<b>52.02 (438)</b>			<i>Abarema mataybifolia*</i>	2.26 (13)	<i>Gustavia augusta*</i>	2.51 (84.6)	<i>Gustavia augusta*</i>	1.55 (8)	<i>Fusaea longifolia*</i>	1.95 (46.8)
				<i>Gustavia augusta*</i>	2.10 (12)	<i>Cupania scrobiculata*</i>	2.17 (73.3)	<i>Pouteria guianensis**</i>	1.55 (8)	<i>Licania apetala**</i>	1.77 (42.3)
				<i>Myrcia bracteata*</i>	2.10 (12)	<i>Caryocar villosum**</i>	2.00 (66.7)	<i>Protium tenuifolium**</i>	1.55 (8)	<i>Sterculia pruriens*</i>	1.66 (39.9)
				<i>Cupania scrobiculata*</i>	1.91 (11)	<i>Abarema mataybifolia*</i>	1.92 (64.7)	<i>Amphiodon effusus**</i>	1.36 (7)	<i>Xylopia nitida*</i>	1.66 (39.8)
				<i>Guatteria poeppigiana*</i>	1.91 (11)	<i>Duguetia echinophora**</i>	1.91 (64.4)	<i>Cecropia distachya*</i>	1.36 (7)	<i>Palicourea guianensis**</i>	1.66 (39.7)
				<i>Chamaecrista xinguenses*</i>	1.74 (10)	<b>Sum</b>	<b>50.49 (1071.7)</b>	<i>Fusaea longifolia*</i>	1.36 (7)	<i>Astrocaryum gynacanthum*</i>	1.61 (38.63)
				<i>Apeiba glabra*</i>	1.57 (9)			<i>Parkia discolor**</i>	1.36 (7)	<i>Cecropia distachya*</i>	1.49 (35.7)
				<b>Sum</b>	<b>50.78 (292)</b>			<i>Tapirira guianensis*</i>	1.36 (7)	<i>Paypayrola grandiflora*</i>	1.45 (34.9)
								<i>Paypayrola grandiflora*</i>	1.17 (6)	<b>Sum</b>	<b>51.36 (1229.7)</b>
								<i>Theobroma subincanum*</i>	1.17 (6)		
								<i>Protium apiculatum**</i>	1.17 (6)		
								<i>Protium pallidum**</i>	1.17 (6)		
								<i>Henriettea succosa*</i>	1.00 (5)		
								<i>Inga umbellifera**</i>	1.00 (5)		
								<i>Sterculia pruriens*</i>	1.00 (5)		
								<b>Sum</b>	<b>50.68 (260)</b>		

UPPER LAYER											
ISF		ISF		ASF				NPF			
Species	% Abun	Species	% AGB (kg)	Species	% Abun	Species	% AGB (kg)	Species	% Abun	Species	% AGB (kg)
<i>Stryphnodendron guianense*</i>	26.13 (29)	<i>Stryphnodendron guianense*</i>	27.25 (4039.5)	<i>Tapirira guianensis*</i>	11.80 (31)	<i>Stryphnodendron guianense*</i>	13.50 (15576.9)	<i>Ocotea gracilis**</i>	7.79 (23)	<i>Eschweilera coriacea**</i>	18.34 (31600.5)
<i>Tapirira guianensis*</i>	13.51 (15)	<i>Couratari guianensis**</i>	26.35 (3906.9)	<i>Abarema mataybifolia*</i>	6.47 (17)	<i>Sterculia pruriens*</i>	11.29 (13023)	<i>Eschweilera coriacea**</i>	5.40 (16)	<i>Swartzia acuminata*</i>	6.67 (11502.3)
<i>Eugenia deflexa*</i>	9.00 (10)	<b>Sum</b>	<b>53.60 (7946.3)</b>	<i>Cecropia distachya*</i>	4.56 (12)	<i>Tapirira guianensis*</i>	9.32 (10758.2)	<i>Tapirira guianensis*</i>	5.40 (16)	<i>Mabea subsessilis*</i>	5.67 (9755.5)
<i>Inga alba*</i>	7.21 (8)			<i>Inga thibaudiana*</i>	4.18 (11)	<i>Aspidosperma excelsum**</i>	7.08 (8172.6)	<i>Ormosia coutinhoi*</i>	3.04 (9)	<i>Tapirira guianensis*</i>	4.83 (8326.1)
<b>Sum</b>	<b>55.85 (62)</b>			<i>Apeiba glabra*</i>	3.80 (10)	<i>Inga alba*</i>	5.70 (6565.7)	<i>Poraqueiba guianensis*</i>	3.04 (9)	<i>Vochysia inundata**</i>	4.80 (8269)
				<i>Chamaecrista xinguensis*</i>	3.80 (10)	<i>Swartzia acuminata*</i>	5.18 (5983.3)	<i>Bixa orellana*</i>	2.36 (7)	<i>Caryocar microcarpum*</i>	3.81 (6559.3)
				<i>Inga alba*</i>	3.42 (9)	<b>Sum</b>	<b>52.07 (60079.6)</b>	<i>Licania apetala**</i>	2.36 (7)	<i>Inga alba*</i>	3.65 (6292.8)
				<i>Stryphnodendron guianense*</i>	3.42 (9)			<i>Parkia discolor**</i>	2.36 (7)	<i>Poraqueiba guianensis*</i>	3.52 (6062.9)
				<i>Ocotea glomerata**</i>	3.04 (8)			<i>Dendrobangia boliviana*</i>	2.03 (6)	<b>Sum</b>	<b>51.29 (88368.64)</b>
				<i>Ocotea guianensis**</i>	3.04 (8)			<i>Inga alba*</i>	2.03 (6)		
				<i>Vismia guianensis*</i>	2.66 (7)			<i>Mabea subsessilis*</i>	2.03 (6)		
				<b>Sum</b>	<b>50.19 (132)</b>			<i>Virola surinamensis**</i>	2.03 (6)		
								<i>Apeiba glabra*</i>	1.69 (5)		
								<i>Micropholis guyanensis**</i>	1.69 (5)		
								<i>Vochysia inundata**</i>	1.69 (5)		

								<i>Carapa guianensis*</i>	1.35 (4)		
								<i>Eschweilera collina**</i>	1.35 (4)		
								<i>Licania octandra*</i>	1.35 (4)		
								<i>Protium apiculatum**</i>	1.35 (4)		
								<b>Sum</b>	<b>50.34 (149)</b>		



**Supp. Figure 1.** Multiple regressions models between Abundance vs. DBHmax+WD and AGB vs. DBHmax+WD, at medium and upper layer of the three studied forested covers. ISF = initial secondary forest; ASF = advanced secondary forest; NPF = near-primary forests; DBHmax = species maximum diameter breast height; WD = wood density.

### 3. EFEITOS DA ESCALA E CONFIGURAÇÃO DA PAISAGEM SOBRE COMUNIDADES VEGETAIS EM UMA PAISAGEM ANTROPIZADA NO NORDESTE DA AMAZÔNIA<sup>2</sup>

#### **Resumo**

O presente estudo objetiva avaliar o efeito das métricas de uma paisagem antropizada em diferentes escalas sobre os diferentes estratos da vegetação. Foram realizadas análises de redundância (RDA) entre as variáveis da vegetação vs. métricas de paisagem. As métricas proporção de área não-florestada e densidade de fragmentos influenciaram os três estratos da vegetação em todas as escalas, refletindo o forte efeito da perda de hábitat e fragmentação. As métricas relacionadas à ambientes bem preservados tem efeito consistente na escala de 2000 m.

**Palavras-Chave:** Estrato florestal; análise de redundância; cobertura da terra; processos ecológicos

### LANDSCAPE CONFIGURATION EFFECTS OVER PLANTS COMMUNITIES IN AN ANTHROPIZED LANDSCAPE IN NORTHEASTERN AMAZONIA

#### **Abstract**

The present study aims to compare metrics effect in an anthropic landscape at different scales and forest layers. Redundancy analyses (RDA) were made between plant variables vs. landscape metrics. The proportion of non-forested area and fragments density affected the three layers in all scales, reflecting the strong effect of habitat loss and fragmentation. The metrics related to well-preserved environments were consistent at 2000 m scale.

**Keywords:** Forest layers; redundancy analysis; land cover; ecological processes

---

<sup>2</sup> Este capítulo segue as normas e foi publicado no periódico *Revista Espacios* vol. 38, n°46, pág. 27, 2017.

### 3.1 Introdução

Os padrões de distribuição espacial da biodiversidade, que refletem os gradientes ambientais, há décadas são de interesse da Ecologia (Whittaker, 1956). Porém, só em meados dos anos 80, com a necessidade de definir critérios quantitativos (métricas) para descrever as paisagens e com o desenvolvimento de técnicas de sensoriamento remoto e geoprocessamento, começaram a ser compreendidos os efeitos da composição e configuração da paisagem sobre os processos ecológicos (Turner e Gardner, 2015).

Em paisagens de florestas com intensa exploração humana, a substituição de áreas de vegetação nativa por diversos tipos de usos da terra, tende a isolar os remanescentes florestais afetando os processos como a dispersão de sementes e polinização (Prevedello e Vieira, 2010; Breed et al., 2015). Nessas paisagens também ocorre a redução da área dos fragmentos florestais, alterando as condições microclimáticas dos mesmos devido ao aumento da influência do efeito de borda (i.e., intensificação da entrada de luz, vento e fogo que causam aumento de temperatura e perda de umidade) (Murcia, 1995; Camargo e Kapos, 1995; Zuidema et al., 1996). Essas novas condições reduzem a taxa de recrutamento de plântulas tolerantes à sombra (Benitez-Malvido, 1998), reduzem o fitness de árvores devido ao estresse fisiológico (Alvarez-Buylla et al., 1996) e aumentam a mortalidade de grandes árvores (Laurance et al., 2000; Oliveira et al., 2008).

As métricas de paisagem têm sido amplamente usadas para compreender como os diferentes processos ecológicos são afetados pela fragmentação das florestas, ex. o sucesso na dispersão (Gustafson e Gardner, 1996; Tischendorf, 2001), os padrões de abundância (Mc Garigal; Mc Comb, 1995) e probabilidade de sobrevivência (Fahrig, 1998).

As métricas da paisagem e a escala espacial devem ser cuidadosamente escolhidas nesses estudos (Wu et al., 2002), já que a subjetividade desses procedimentos pode levar a interpretações errôneas dos reais padrões e processos ecológicos de uma área. Schindler et al., (2008) identificaram 4 métricas de paisagem (de 55 analisadas) que tiveram influência sobre a cobertura da terra em diferentes escalas (250 ha e 1000 ha), para definir quais seriam apropriadas para um plano de monitoramento no Dardia National Park, Grécia. Já Fan e Mynt (2014) tiveram sucesso em relacionar a vegetação com somente 06 métricas em diferentes escalas.

Porém, importantes padrões de comportamento da biodiversidade em escalas maiores, como o das espécies dominantes e hiperdominantes (ter Steege et al., 2013)

permanecem sem maiores evidências de como são afetados pelos novos arranjos espaciais causados pela influência humana. O presente estudo objetiva avaliar o efeito da escala e configuração de uma paisagem antropizada sobre os diferentes estratos da vegetação.

## **3.2 Metodologia**

### **3.2.1. Área de Estudo**

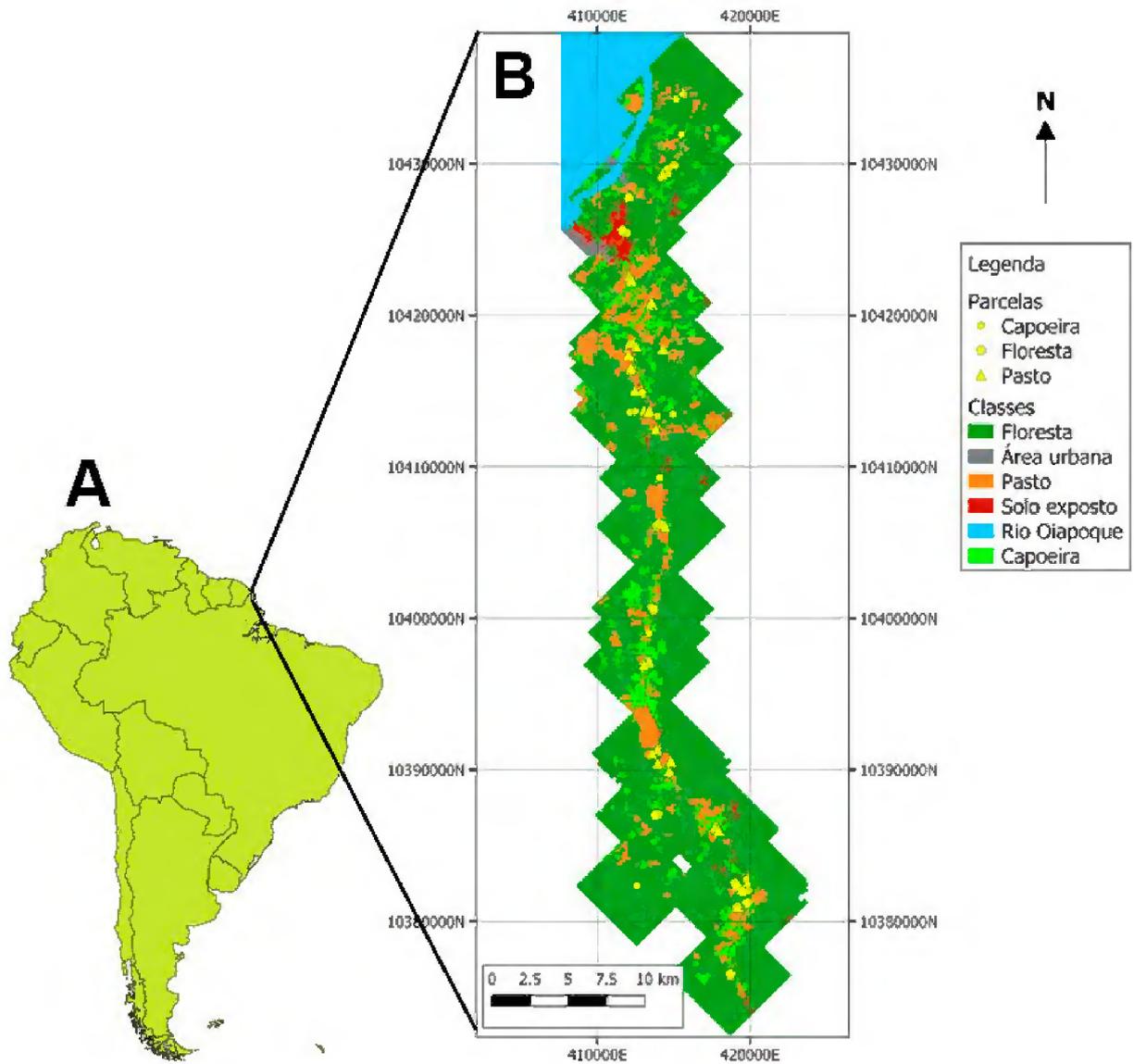
O estudo foi realizado no nordeste da Amazônia, no município de Oiapoque, estado do Amapá, limite do Brasil com Guiana Francesa. A temperatura média é 26,5°C e a precipitação média anual é 2500 mm, com estação seca entre setembro e novembro (Souza e Cunha, 2010). Os solos predominantes na área são o latossolo amarelo, aluminizados, areno-argilosos, arenosos, argilo-siltosos e conglomerados, cobertos predominantemente pela floresta densa de terras baixas (IBGE, 2004).

As parcelas foram implantadas em propriedades particulares ao longo da BR-156, após a seleção baseada em entrevistas com proprietários e visita às áreas, visando abranger as coberturas vegetais mais comuns da região (Figura 3.1), que é dominada por florestas primárias (59,6% da área do município), mas também apresenta capoeiras (12,6%), pastagens (5,6%) e roças (1,5%).

### **3.2.2. Classificação da Imagem**

Foram utilizadas imagens Landsat 8 OLI/TIRS Surface Reflectance (órbitas-ponto 226/057 e 226/058) do ano de 2013, quando também foi realizado o inventário da vegetação. As imagens foram classificadas em floresta, capoeira, pasto, solo exposto, água, nuvem e sombra. A classificação foi feita a partir das bandas 6-5-4 utilizando 70 pontos do inventário da vegetação, através do classificador K-Means do software Spring 5.4.1.

Para contornar o efeito de cobertura de nuvens, primeiro foram classificadas 4 imagens de cada órbita-ponto; em seguida, foram retiradas as categorias nuvens e



**Figura 3.1.** Localização da área de estudo no município do Oiapoque (B), Estado do Amapá. A= América do Sul.

sombra das classificações; e por fim, as classificações foram unificadas gerando uma única imagem classificada, sem nuvens, para cada órbita-ponto.

A classificação foi validada utilizando imagens de alta resolução (2,5 m x 2,5 m) do radar SAR.

### 3.2.3. Métricas da paisagem

As métricas da paisagem foram calculadas através do software Fragstats 4.2.1. Foi utilizado o método de amostragem por pontos (= parcelas dos inventários realizados em campo); os mesmos serviram como centro para os quadrados de diferentes escalas, nos quais as métricas foram calculadas.

Foram selecionadas 18 métricas que refletem as diferentes características da paisagem (Tabela 3.1) conforme recomendado por Mc Garigal (2017), acrescentada a proporção de área não florestada (*prop\_nfor*), que é a soma da área das coberturas não-florestadas dividido pela área total. As métricas foram calculadas em áreas quadrangulares com seis diferentes escalas: 200 m, 500 m, 800 m, 1000 m, 1500 m, 2000 m de aresta do quadrado. A menor escala (200 m) foi baseada na distância máxima de dispersão de sementes anemocóricas das espécies tropicais, que é aproximadamente 194 m (Augsburger, 1986).

### 3.2.4. Amostragem da Vegetação

Foram amostradas 70 parcelas de 10 m x 50 m em áreas de 16 pequenos produtores familiares; 20 parcelas em florestas primárias, 20 em florestas secundárias e 30 em pastagens. Em toda a extensão da parcela foram inventariados todos os indivíduos com DAP > 10 cm (Estrato Superior); e dentro destas parcelas foram alocadas sub-parcelas de 5 x 50 m para inventariar os indivíduos com DAP < 10 cm e altura > 2.0 m (Estrato médio); por fim, um transecto de 1 x 50 m foi colocado no centro da parcela para inventariar os indivíduos com 0.10 m < altura < 2.0 m (Estrato inferior).

Os indivíduos foram identificados por um parataxônomo ou por comparação com exsicatas depositadas no Herbário João Murça Pires do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). A correção dos nomes botânicos foi realizada de acordo com a plataforma The

Plant List ([www.theplantlist.org](http://www.theplantlist.org)). As espécies foram classificadas em espécies pioneiras ou tolerantes à sombra conforme Do Vale et al. (2015).

**Tabela 3.1.** Métricas da paisagem utilizadas de acordo com o grupo a que pertencem.

Grupo	Métrica	Descrição
Área-Borda	prop_nfor	Proporção de área não-florestada
Área-Borda	area_md	Área dos Fragmentos (mediana)
Área-Borda	gyrate_md	Raio de Rotação (mediana)
Área-Borda	lpi	Índice de Maior Fragmento
Dispersão - Justaposição	cohesion	Índice de Coesão dos Fragmentos
Dispersão - Justaposição	contag	Contágio
Diversidade	shdi	Índice de Diversidade Shannon
Diversidade	sidi	Índice de Diversidade Simpson
Diversidade	shei	Índice de Equabilidade de Shannon
Forma	pafrac	Índice de Dimensão Fractal por Área e Perímetro
Forma	circle_md	Círculo Circunscrito Relacionado (mediana)
Isolamento	enn_md	Distancia Euclidiana do Vizinho Mais Próximo (mediana)
Isolamento	prox_md	Índice de Proximidade (mediana)
Isolamento	connect	Índice de conectividade
Núcleo	cai_md	Índice de Áreas Núcleo
Núcleo	dcore_md	Distribuição de Áreas Núcleo Disjuntas (mediana)
Subdivisão	pd	Densidade de Fragmentos
Subdivisão	division	Índice de Divisão da Paisagem
Subdivisão	mesh	Tamanho Efetivo da Malha

### 3.2.5. Análise de Dados

Foram consideradas espécies dominantes as mais abundantes, que detiveram 50% dos indivíduos da parcela. Foram utilizadas 21 variáveis que representam a estrutura da vegetação (Tabela 3.2).

Para verificar qual efeito da configuração das paisagens sobre a vegetação, foram realizadas dezoito análises de redundância (RDA) entre a matriz de vegetação e a matriz de métricas da paisagem, uma para cada escala (200 m, 500 m, 800 m, 1000 m, 1500 m e 2000 m) e para cada estrato da vegetação (superior, médio e inferior). Para as análises, foi aplicada a transformação Z  $((X - \text{Média}) / \text{Desv.Padrão})$  em todas as variáveis da

matriz de vegetação. Em seguida, foram realizados testes de permutação (105 permutações,  $\alpha = 5\%$ ) similares à ANOVA para identificar quais métricas tiveram efeito significativo sobre as ordenações. As análises foram realizadas no R 3.3.2. (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT) utilizando o pacote *vegan*.

**Tabela 3.2.** Variáveis da vegetação utilizadas para a Análise de Redundância

Variável	Descrição
abu_inf	abundância do estrato inferior
riq_inf	riqueza do estrato inferior
dom_inf	número de espécies dominantes do estrato inferior
pdom_inf	proporção de espécies dominantes do estrato inferior
J_inf	equilíbrio do estrato inferior
pdomT_inf	proporção de espécies tolerantes dominantes do estrato inferior
pdomP_inf	proporção de espécies pioneiras dominantes do estrato inferior
abu_med	abundância do estrato médio
riq_med	riqueza do estrato médio
dom_med	número de espécies dominantes do estrato médio
pdom_med	proporção de espécies dominantes do estrato médio
J_med	equilíbrio do estrato médio
pdomT_med	proporção de espécies tolerantes dominantes do estrato médio
pdomP_med	proporção de espécies pioneiras dominantes do estrato médio
abu_sup	abundância do estrato superior
riq_sup	riqueza do estrato superior
dom_sup	número de espécies dominantes do estrato superior
pdom_sup	proporção de espécies dominantes do estrato superior
J_sup	equilíbrio do estrato superior
pdomT_sup	proporção de espécies tolerantes dominantes do estrato superior
pdomP_sup	proporção de espécies pioneiras dominantes do estrato superior

### 3.3. Resultados e Discussão

Todas as análises de redundância mostraram que os tipos de cobertura formam grupos distintos (Figura 3.2-3.4), tendo o percentual de explicação das métricas sobre a variância dos dados de vegetação entre 37,4% e 51,1%. Esses percentuais, que refletem o ajuste do modelo ( $R^2$ ), são comuns para modelos que avaliam os padrões de distribuição espacial da biodiversidade. Dormann (2007), avaliando 20 artigos sobre padrões de distribuição espacial de diferentes grupos ecológicos, encontrou modelos estatísticos não-

espaciais (como o utilizado no presente trabalho) com  $R^2$  médio de 0,43% e para modelos espaciais, média de  $R^2 = 0,49\%$ .

### 3.3.1. Variáveis biológicas versus Métricas da paisagem

Nos três estratos (Fig. 3.2-3.4), quase todas as variáveis biológicas tiveram maiores valores associados às florestas conservadas. Porém, a proporção de dominantes pioneiras apresentou maiores valores associados aos pastos ( $p_{domP\_inf}$ ) e às florestas secundárias no estrato médio ( $p_{domP\_med}$ ) e superior ( $p_{domP\_sup}$ ). Esse padrão indica que o aumento da dominância de espécies está associado a ambientes mais degradados e que, no estrato médio e superior (a partir dos 500 m), a dominância da comunidade está correlacionada à dominância das espécies pioneiras. O aumento da dominância de pioneiras é bem documentado em paisagens antropizadas, pois a perturbação das áreas altera as condições ambientais favorecendo o estabelecimento de espécies pioneiras (Santo-Silva et al., 2016).

Entre as 19 métricas analisadas foram encontradas oito métricas significativas nas análises de redundância (Tabela 3.3). A proporção de áreas não florestadas ( $prop\_nfor$ ) e a densidade de fragmentos ( $pd$ ; a partir de 500 m) foram correlacionadas positivamente à proporção de espécies pioneiras dominantes do estrato inferior ( $p_{domP\_inf}$ ; Fig. 3.2), e foram correlacionadas negativamente à maioria das outras variáveis da vegetação (Fig. 3.2-3.4).

Esse padrão da importância da quantidade de área sobre a biodiversidade, independente da configuração da paisagem, também foi encontrado por Quesnele et al. (2013) ao avaliarem o efeito da paisagem sobre aves e tartarugas. O resultado também corrobora, parcialmente, com a hipótese da quantidade de hábitat (Fahrig, 2013), i.e. somente a quantidade de hábitat, independente do grau de isolamento e do tamanho dos fragmentos, tem influência sobre a riqueza de espécies. Porém, ao contrário do proposto por Fahrig (2013), a densidade de fragmentos ( $pd$ ) também teve forte influência sobre a vegetação.

O efeito significativo da proporção de áreas não florestadas ( $prop\_nfor$ ) e a densidade de fragmentos ( $pd$ ) em todas as análises de redundância indica como a perda de área florestada e fragmentação dos hábitats, independente da escala, tem forte efeito sobre a vegetação. Esse resultado reforça como a perda de hábitat e fragmentação são

fatores preponderantes para a perda de espécies (Rybicki e Hanski, 2013; Barlow et al., 2016).

No estrato inferior, a correlação positiva entre proporção de espécies pioneiras dominantes (pdomP) com proporção de áreas não florestadas (prop\_nfor) e a densidade de fragmentos (pd) e a relação negativa com as demais variáveis biológicas, refletem como as alterações na paisagem afetam diretamente os processos que influenciam na dispersão e recrutamento de ervas e plântulas de árvores. Santo-Silva et al. (2013) identificaram efeito significativo do tamanho dos fragmentos sobre o estrato herbáceo em remanescentes de Floresta Atlântica, com pequenos fragmentos dominados por poucas espécies pioneiras. Na região do Oiapoque, as áreas com fragmentos de menor porte são também aquelas com alta densidade de fragmentos (pd).

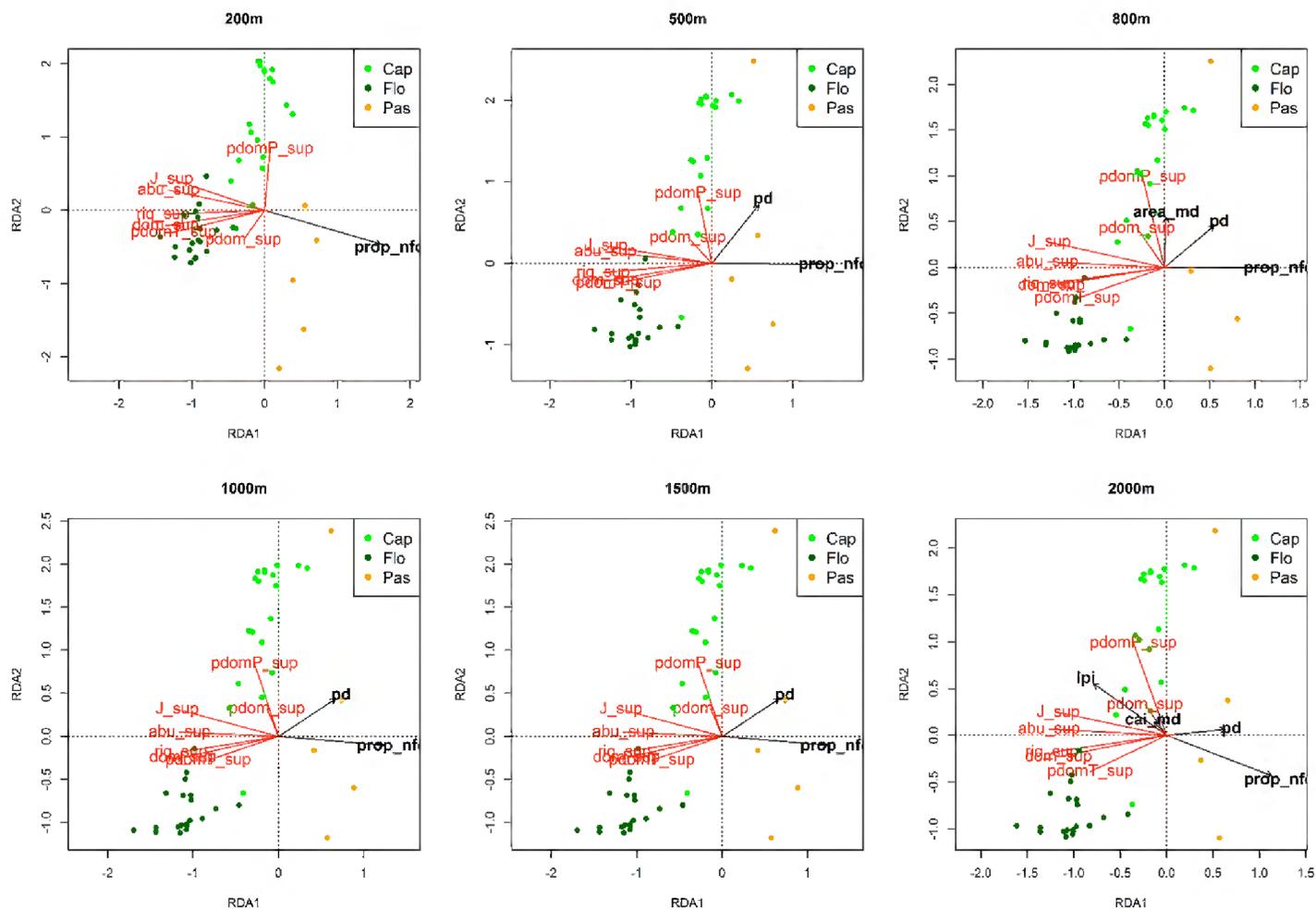
O índice de maior fragmento (lpi), i.e. percentual de área ocupada pelo maior fragmento, na escala de 2000 m, foi correlacionado positivamente com a proporção de espécies dominantes tolerantes (pdomT) no estrato inferior e médio, e com a proporção de espécies dominantes (pdom) e com a proporção de espécies dominantes pioneiras (pdomP) no estrato superior. O índice de área núcleo (cai\_md), teve padrão similar ao índice de maior fragmento, porém só teve efeito significativo no estrato inferior e superior. No estrato médio, o Círculo Circunscrito Relacionado (que mede quão circular é a forma do fragmento) foi correlacionada negativamente com a proporção de espécies dominantes.

O fato do índice de maior fragmento e do índice de área núcleo estarem associados à dominância de pioneiras no estrato superior sugere que, na região do Oiapoque, áreas com grandes fragmentos sofrem pressões antrópicas há muito tempo, pois a atual presença das árvores adultas no estrato superior é reflexo dos fatores ambientais e bióticos de períodos mais antigos, que atuaram no momento do estabelecimento delas (Gonzaga et al., 2013). Porém, a alta correlação positiva de dessas mesmas métricas da paisagem com a dominância das espécies tolerantes (pdomT) nos estratos inferior e médio, mostra que grandes fragmentos mantêm a diversidade das espécies tolerantes em seus estágios iniciais de crescimento.

A correlação negativa de Círculo Circunscrito Relacionado (circle\_md) com a dominância de espécies no estrato médio pode refletir o impacto das mudanças microclimáticas causadas pelo efeito das bordas dos fragmentos. Como ilustrado por Gascon et al. (2000), a regeneração das árvores (que se encontra no estrato inferior e







**Figura 3.4.** RDA da matriz da vegetação vs. métricas com efeito significativo no estrato superior. As siglas das métricas da paisagem e das variáveis da vegetação estão conforme as tabelas 3.1 e 3.2.

**Tabela 3.3.** Métricas da paisagem com efeito significativo nas RDA em cada estrato (linhas) por escala da paisagem (em metros).

<b>Estrato\Escala</b>	<b>200</b>	<b>500</b>	<b>800</b>	<b>1000 e 1500</b>	<b>2000</b>
<b>Inferior</b>	prop_nonfor	prop_nonfor	prop_nonfor	prop_nonfor	prop_nonfor
	enn_med	pd	pd	pd	pd
		cohesion	lpi		lpi
			enn_med		cai_md
<b>Médio</b>		prop_nonfor	prop_nonfor	prop_nonfor	prop_nonfor
		pd	pd	pd	pd
	prop_nonfor		lpi	lpi	lpi
				circle_md	circle_md
					cai_md
<b>Superior</b>		prop_nonfor	prop_nonfor	prop_nonfor	prop_nonfor
	prop_nonfor	pd	pd	pd	pd
			area_md		lpi
					cai_md

médio) em florestas fragmentadas é afetada pela intensidade do efeito de borda. Logo, nas áreas com fragmentos menos circulares, teremos efeito de borda mais acentuado e maior proporção de espécies dominantes, provavelmente em sua maioria pioneiras.

As demais métricas, como o índice de Coesão dos Fragmentos (cohesion) e área dos fragmentos (area\_md), só apareceram em uma escala, e não tiveram efeitos claramente relacionados às variáveis biológicas.

### 3.3.2. Escala espacial versus Métricas da paisagem

Quando analisadas as ordenações em diferentes escalas, não foi observado um gradiente de influência de diferentes métricas à medida que a escala aumenta. Em todos os estratos e escalas, a proporção de áreas não florestadas (prop\_nfor) teve efeito significativo nas análises de redundância (Tabela 3.3). Outra variável que teve efeito significativo em todos os estratos, a partir de 500 m, foi a densidade de fragmentos (pd).

As diferentes respostas das métricas da paisagem às diferentes escalas são bem descritas por Wu et al. (2002), que identificou três tipos de resposta: as previsíveis, com influência clara

da escala, facilmente descritas por modelos matemáticos simples (proporção de áreas não florestadas e densidade de fragmentos se encaixam nesse grupo); as tipo-escada, que em certos intervalos deixam de responder ao aumento da escala; e as erráticas, sem padrão claro de resposta. Ao aumentarmos a escala, também aumentamos a complexidade da configuração da paisagem e quais processos ecológicos podem ser explicados pelos arranjos espaciais (Tscharntke et al., 2005).

No estrato inferior, o número de métricas aumenta gradualmente até 800 m, mas em 1000 m e 1500 m somente proporção de áreas não florestadas e densidade de fragmentos influenciaram a ordenação. Provavelmente, alguns processos ecológicos mais influentes sobre as comunidades do estrato inferior, como a dispersão de sementes (Nathan e Muller-Landau, 2000), afetam de forma mais significativa até 800 m. A distância euclidiana do vizinho mais próximo (*enn\_md*) e a medida de conectividade entre fragmentos (*cohesion*), por exemplo, são as métricas que tem efeito significativo até os 800 m, indicando que o efeito da distância e conectividade entre fragmentos, que influenciam diretamente na dispersão de sementes, sejam mais forte até essa distância.

No estrato médio, a proporção de áreas não florestadas (*prop\_nfor*) e densidade de fragmentos (*pd*) foram significativas até 500 m, depois foi acrescentado a área do maior fragmento na paisagem (*lpi*) aos 800 m, Círculo Circunscrito Relacionado (*circle\_md*) a partir dos 1000 m e o índice de Áreas Núcleo (*cai\_md*) aos 2000 m. No estrato superior, a proporção de áreas não florestadas (*prop\_nfor*) e densidade de fragmentos (*pd*) foram significativas até 1500 m e na escala de 2000 m foi observado o efeito de área do maior fragmento na paisagem (*lpi*) e índice de Áreas Núcleo (*cai\_md*). A ausência de outras métricas além da proporção de áreas não florestadas e a densidade de fragmentos influenciando a vegetação do estrato superior até a escala de 2000 m indica que as métricas só vão influenciar as características das comunidades de árvores adultas, e podem ser úteis na compreensão de algum processo ecológico, em escalas mais amplas.

O efeito da proporção de área do maior fragmento na paisagem (*lpi*) e do percentual de áreas núcleo na paisagem (*cai\_md*) em todos os estratos na escala de 2000 m reflete que as métricas ligadas à boa qualidade do ambiente parecem ter efeito consistente sobre toda a comunidade vegetal em maiores escalas. Esse resultado reforça a necessidade de planejamentos de conservação em grandes escalas, utilizando unidades de paisagem com no mínimo 4 km<sup>2</sup> (2000 m x 2000 m) para garantir paisagens com características que contribuam para manutenção da biodiversidade e processos ecológicos.

### 3.4. Conclusões

Duas métricas, a proporção de áreas não florestadas (*prop\_nfor*) e densidade de fragmentos (*pd*), tiveram forte influência sobre a vegetação, mostrando como a perda de habitat e a fragmentação afetam todos os estratos das comunidades vegetais. A maioria das variáveis ligadas à diversidade da vegetação tiveram maiores valores associados às florestas conservadas. A proporção de espécies dominantes pioneiras apresentou maiores valores associados aos pastos (*pdomP\_inf*) e às florestas secundárias no estrato médio (*pdomP\_med*) e superior (*pdomP\_sup*).

Cada estrato foi influenciado por diferentes métricas em diferentes escalas: métricas ligadas ao processo de dispersão têm influência sobre o estrato inferior até 800 m, o estrato médio é afetado pelo tamanho e forma dos fragmentos da paisagem a partir dos 800 m e as árvores adultas (estrato superior) só parecem ser influenciadas pela configuração da paisagem a partir dos 2000m. Esse resultado indica que, para estudos de comunidades vegetais em paisagens antropizadas é necessário considerar as unidades de paisagem de tamanho mínimo de 4 km<sup>2</sup>.

### 3.5. Referências Bibliográficas

- Alvarez-Buylla, E. R., Garcia-Barrios, R., Lara-Moreno, C., & Martinez-Ramos, M. (1996). Demographic and Genetic Models in Conservation Biology: Applications and Perspectives for Tropical Rain Forest Tree Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 387-421.
- Augspurger, C. K. (1986). Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany*, 353-363.
- Barlow, J., Lennox, G. D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A. C., Mac Nally, R., ... Parry, L. (2016). Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, 535(7610), 144-147.
- Benitez-Malvido, J. (1998). Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*, 12(2), 380-389.
- Breed, M. F., Ottewell, K. M., Gardner, M. G., Marklund, M. H. K., Dormontt, E. E., & Lowe, A. J. (2015). Mating patterns and pollinator mobility are critical traits in forest fragmentation genetics. *Heredity*, 115(2), 108–114.
- Camargo, J. L. C. & Kapos, V. (1995). Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 11(2), 205-221.
- Do Vale, I., Miranda, I. S., Mitja, D., Grimaldi, M., Nelson, B. W., Desjardins, T., & Costa, L. G. S. (2015). Tree Regeneration Under Different Land-Use Mosaics in the Brazilian Amazon's "Arc of Deforestation". *Environmental Management*, 56(2), 342-354.

- Dormann, C. F. (2007). Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2), 129-138.
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649-1663.
- Fahrig, L. (1998). When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling*, 105(2), 273-292.
- Fan, C. & Myint, S. (2014). A comparison of spatial autocorrelation indices and landscape metrics in measuring urban landscape fragmentation. *Landscape and Urban Planning*, 121, 117-128.
- Gascon, C., Williamson, B. & Fonseca, G.A.B. (2000). Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288(5470), 1356-1358.
- Gonzaga, A. P. D., Pinto, J. R. R., Machado, E. L. M. & Felfili, J. M. (2013). Similaridade florística entre estratos da vegetação em quatro Florestas Estacionais Deciduais na bacia do Rio São Francisco. *Rodriguésia*, 64(1), 11-19.
- Gustafson, E. J. & Gardner, R. H. (1996). The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology*, 77(1), 94-107.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2004). *Mapa de Vegetação do Brasil*, 2ª edição. Rio de Janeiro, Brazil: Governo Federal do Brasil.
- Laurance, W. F., Delamonica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H. L. & Lovejoy, T. E. (2000). Conservation: rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404(6780) 836.
- McGarigal, K., (2017). *Landscape Metrics*. Recuperado de [http://www.umass.edu/landeco/teaching/landscape\\_ecology/schedule/chapter9\\_metrics.pdf](http://www.umass.edu/landeco/teaching/landscape_ecology/schedule/chapter9_metrics.pdf)
- McGarigal, K. & McComb, W. C. (1995). Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs*, 65(3), 235-260.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2), 58-62.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7), 278-285.
- Oliveira, M. A., Santos, A. M. M., & Tabarelli, M. (2008). Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*, 256(11), 1910-1917.
- Prevedello, J. A. & Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity Conservation*, 19(5), 1205–1223.
- Puig, H. (2008). A floresta tropical úmida. São Paulo :Editora UNESP.
- Quesnelle, P. E., Fahrig, L., & Lindsay, K. E. (2013). Effects of habitat loss, habitat configuration and matrix composition on declining wetland species. *Biological Conservation*, 160, 200-208.
- Rybicki, J., & Hanski, I. (2013). Species–area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, 16(s1), 27-38.

- Santo-Silva, E. E., Almeida, W. R., Melo, F. P., Zickel, C. S., & Tabarelli, M. (2013). The nature of seedling assemblages in a fragmented tropical landscape: implications for forest regeneration. *Biotropica*, 45(3), 386-394.
- Santo-Silva, E. E., Almeida, W. R., Tabarelli, M., & Peres, C. A. (2016). Habitat fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plant Ecology*, 217(9), 1129-1140.
- Schindler, S., Poirazidis, K. & Wrabka, T. (2008). Towards a core set of landscape metrics for biodiversity assessments: a case study from Dadia National Park, Greece. *Ecological Indicators*, 8(5), 502-514.
- Souza, E. B. & Cunha, A. C. (2010). Climatologia de Precipitação no Amapá e Mecanismos Climáticos de Grande Escala. In: A. C. Cunha, E. B. Souza & H. F. A. Cunha (eds.). *Tempo, clima e recursos hídricos: resultados do Projeto REMETAP no Estado do Amapá*. Macapá, Brazil: IEPA.
- ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... Monteagudo, A. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156), 1243092.
- Tischendorf, L. (2001). Can landscape indices predict ecological processes consistently? *Landscape Ecology*, 16(3), 235-254.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), 857-874.
- Turner, M. G. & Gardner, R. H. (2015). *Landscape Ecology in Theory and Practice - Pattern and Process*. Verlag New York: Springer.
- Whittaker, R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26, 1-80.
- Wu, J., Shen, W., Sun, W. & Tueller, P. T. (2002). Empirical pattern of the effects of changing scale on landscape metrics. *Landscape Ecology*, 17(8), 761–782.
- Zuidema, P. A., Sayer, J. A. & Dijkman, W. (1996). Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation*, 23(4), 290-297.

#### 4. A OUTRA AMAZÔNIA: PADRÕES DE HIPERDOMINANCIA EM PAISAGENS ANTROPIZADAS NA AMAZÔNIA ORIENTAL<sup>3</sup>

##### **Resumo**

**Contexto:** As espécies vegetais classificadas como hiperdominantes da Amazônia (que detêm 50% dos indivíduos da região) têm grande importância para produção dos mais diversos recursos florestais e da ciclagem de nutrientes. Porém, com os avanços do uso e degradação das florestas, novos padrões devem emergir nas regiões sob forte influência antrópica.

**Objetivos:** Comparar os padrões de hiperdominância em diferentes paisagens agrícolas na Amazônia oriental com os encontrados em florestas naturais e verificar como o grau de conservação das áreas pode afetar as relações de hiperdominância das comunidades vegetais

**Métodos:** Foram inventariadas as comunidades vegetais de pastos, florestas secundárias e florestas remanescentes em 07 áreas distribuídas pela Amazônia Oriental. As áreas apresentavam diferentes graus de conservação, de acordo com o percentual de cobertura de florestas remanescentes. Foram delimitadas as espécies hiperdominantes da região e classificadas em florestais ou pioneiras. Foi realizada a análise de INDVAL para definir espécies hiperdominantes indicadoras e uma Correspondência Canônica para verificar a semelhança entre as áreas.

**Resultados:** Cerca de 8% (141) de todas as espécies detêm 50% dos indivíduos da região, sendo 63% de espécies florestais. As espécies hiperdominantes estão presentes em várias das áreas mostrando que as espécies hiperdominantes da região são generalistas. Não foi observado efeito do grau de conservação das áreas sobre as proporções de grupos ecológicos das espécies vegetais.

**Conclusões:** Apesar de poucas espécies, a alta proporção de espécies florestais reflete a resiliência das comunidades vegetais florestais aos impactos humanos. A ausência de efeito do grau de conservação indica que características convergentes podem garantir sobrevivência de diferentes grupos ecológicos.

**Palavras-Chave:** ecologia de paisagem; biologia da conservação; dispersão; mosaicos agrícolas

---

<sup>3</sup> Esse artigo será submetido para o periódico Landscape Ecology

#### 4.1. Introdução

Recentemente, algumas publicações evidenciaram a existência de um pequeno grupo de espécies que detêm 50% dos indivíduos arbóreos (Steege et al. 2013) e biomassa (Fauset et al. 2015) da região amazônica, alcunhando-as de espécies hiperdominantes. Esse grupo de espécies é responsável por boa parte da produção dos mais diversos recursos florestais e da ciclagem de nutrientes, tendo um papel fundamental nos estudos focados na conservação da biodiversidade e dos processos ecossistêmicos (Hubbell, 2013; ter Steege et al. 2013; Fauset et al. 2015). A palavra hiperdominante foi usada no contexto regional para que seja diferenciado da palavra dominante, comumente usada na escala local.

Os padrões de abundância e raridade na Amazônia e os processos que os causam são discutidos há algumas décadas (Pitman, 2001, 2013; Tuomisto, 2003; Hubbell et al. 2008); contudo, somente recentemente Levis et al. (2017) evidenciaram a importância de antigas populações humanas sobre as comunidades vegetais, identificando várias espécies domesticadas dentre as hiperdominantes listadas por ter Steege et al. (2013).

Atualmente, o efeito das atividades humanas tem se mostrado bem mais intenso e deletério para as florestas amazônicas, com perspectivas de degradação e perda de grandes áreas de vegetação nativa (Soares-Filho et al. 2013), além da extinção ou drástico declínio populacional de espécies vegetais (ter Steege et al. 2015). A ocupação humana sobre a floresta cria paisagens agrícolas compostas por diferentes mosaicos, onde as áreas com ocupações mais recentes tendem a ter mais áreas florestadas e as mais antigas com plantios e pastagens mais extensivas (Rodrigues et al. 2009). O tempo de ocupação e as diferentes características das paisagens são os principais fatores de alterações nas comunidades vegetais (Do Vale et al. 2018), que a longo prazo tendem a ser insustentáveis ecologicamente, pois degrada as comunidades biológicas (Lavelle et al. 2016).

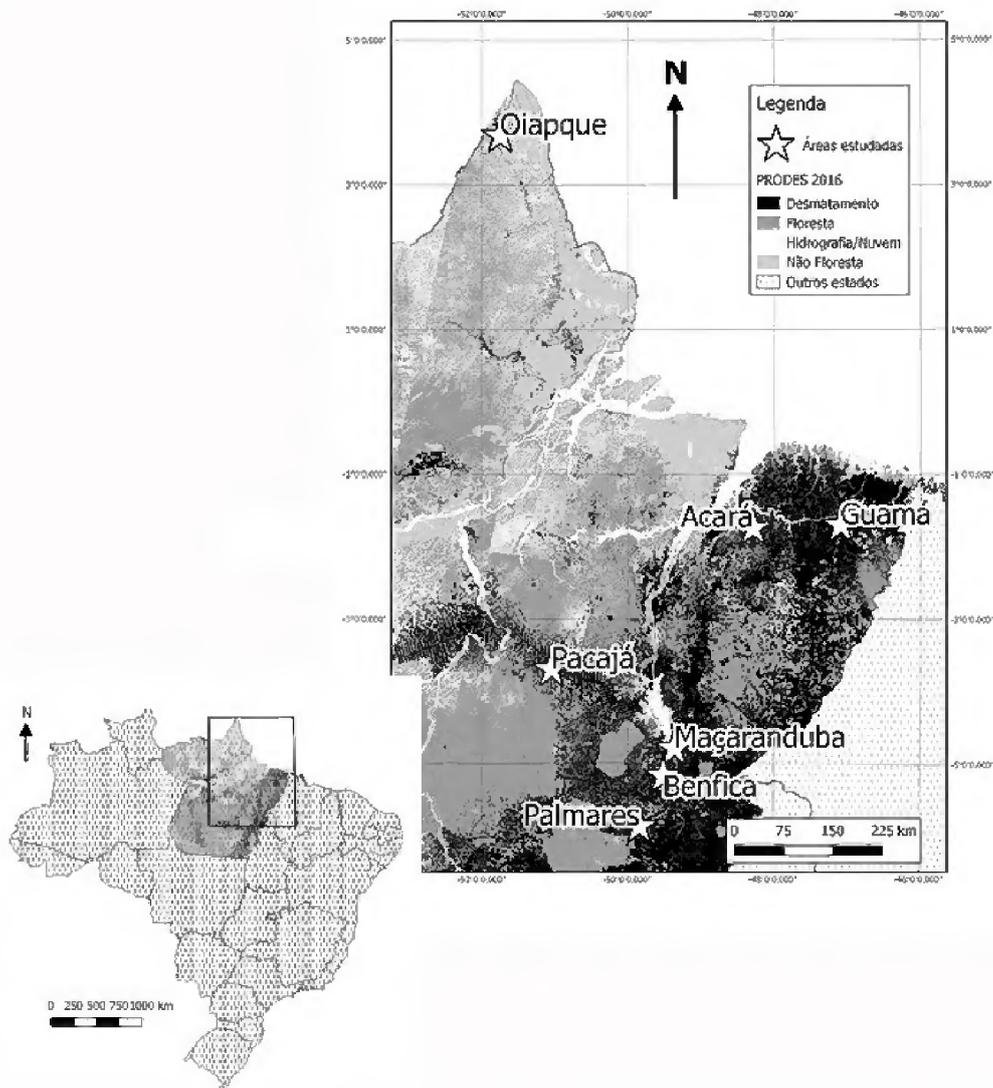
Essas mudanças causadas por ações antrópicas geram alterações conhecidas em escalas locais, porém, como elas afetam os padrões regionais, como por exemplo a hiperdominância de espécies, ainda é uma incógnita. Considerando que 50% da Amazônia pode estar convertida em áreas antropizadas até 2050 (Soares-Filho et al. 2013), descrever esses padrões de mudanças na vegetação pode auxiliar nas previsões de perda de espécies e outros serviços ecossistêmicos, contribuindo para a elaboração de diretrizes para a conservação da Amazônia. Nesse sentido, esse estudo tem como objetivos: comparar os padrões de hiperdominância em diferentes áreas agrícolas na Amazônia oriental com os encontrados em florestas naturais e verificar como o grau de conservação das áreas pode afetar as relações de hiperdominância das comunidades vegetais. Para isso testamos se o grau de conservação das áreas, expresso pelo percentual de

cobertura de florestas conservadas, terá efeito sobre a proporção de espécies hiperdominantes florestais ou pioneiras nas áreas estudadas.

## 4.2. Métodos

### 4.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em 63 parcelas distribuídas em sete áreas agrícolas da Amazônia oriental (Figura 4.1). As áreas foram classificadas de acordo com o grau de conservação, que foi definido primariamente pelo percentual de cobertura florestal, como sugerido por Farhig (2013) e Rocha-Santos et al. (2017) (Tabela 4.1).



**Figura 4.1** Mapa do Brasil com destaque para a região leste e nordeste da Amazônia, indicando as áreas estudadas e o desmatamento identificado pelo PRODES em 2016 (INPE 2016).

**Tabela 4.1.** Denominação das áreas inventariadas, período em que ocorreu a ocupação humana, a localização geográfica (ponto central) e o percentual de cobertura florestal no momento do inventário.

Denominação das Áreas	Período de ocupação	Ponto central (Sirgas 2000/UTM 22 S)	Percentual de Cobertura Florestal
Pacajá	2001	494956 , 9587077	Entre 80% e 90% de florestas conservadas.
Oiapoque	Entre 1974-1987	413671 , 10400696	Aprox. 70% de Florestas conservadas.
Palmares	1996	628252 , 9350331	Aprox. 70% de florestas conservadas.
Maçaranduba	1994	681761 , 9469707	Aprox. 35% de florestas remanescentes e 10% de florestas secundárias.
Benfica	1994	665000 , 9428408	27,98% de florestas e aprox. 32,63% florestas secundárias (Sampaio et al. 2006).
Acará	Séc. 18	807600 , 9807490	30% de florestas remanescentes; região próxima à Belém, com alto grau de influência antrópica.
Guamá	Séc. 18	926000 , 9771557	38% de florestas remanescentes e florestas secundárias

#### 4.2.2 Coleta de dados

Em cada área foram instaladas 09 parcelas de 10 m x 50 m em ambientes de florestas remanescentes (conservadas ou sob algum grau de influência antrópica), florestas secundárias e pastos, onde foram inventariadas as árvores com DAP acima de 10 cm (estrato superior). Também foram instaladas sub-parcelas de 5 m x 50 m para inventariar indivíduos com DAP  $\leq$  10 cm e maiores de 2 m de altura (estrato médio) e 10 subparcelas de 1 m x 1 m para inventariar todos os indivíduos entre 0,1 e 2 m de altura (estrato inferior). Em Benfica e Oiapoque o inventário do estrato inferior foi realizado em uma subparcela de 1 m x 50 m, então reduzimos em 5x a abundância dessas áreas para permitir comparações.

#### 4.2.3 Análise de dados

Foram calculadas quantas espécies detinham 50% dos indivíduos em cada parcela e área (espécies dominantes) e quantas espécies detinham 50% dos indivíduos em toda região estudada (espécies hiperdominantes). Os cálculos foram realizados para cada ambiente (floresta remanescente, floresta secundária e pasto) e para cada estrato da vegetação (superior, médio e inferior). Em seguida, foi utilizada a análise INDVAL (utilizando todas as espécies dos inventários) para identificar se existem espécies hiperdominantes indicadoras (pacote `indicspecies` no R, De Carceres e Legendre, 2009).

Espécies indicadoras são definidas como as mais características de um grupo ou tipologia (nesse estudo, consideramos cada área como um grupo), encontradas principalmente em um único grupo e presente na maioria das parcelas que pertencem àquele grupo (Dufrene e Legendre, 1997). O método assume que dois ou mais grupos a priori estabelecidos existem e que as abundâncias das espécies foram tomadas em cada uma das áreas. O IndVal considera as densidades e frequências das espécies dentro dos grupos pré-estabelecidos, alcança valores entre 0 e 100 e o IndValmax é o maior valor alcançado pela espécie nas várias repartições. O teste de Monte Carlo, com 999 repetições, foi utilizado para determinar os valores de IndValmax significantes.

Para entender melhor a relação entre as espécies e as áreas estudadas foi realizada uma Análise de Correspondência com a matriz de áreas vs. espécies hiperdominantes, através do pacote vegan no R (Oksanen et al. 2017). Como utilizamos as espécies hiperdominantes dos 3 estratos, transformamos a matriz de abundância em presença-ausência, para que a análise não fosse mascarada pela grande abundância do estrato inferior.

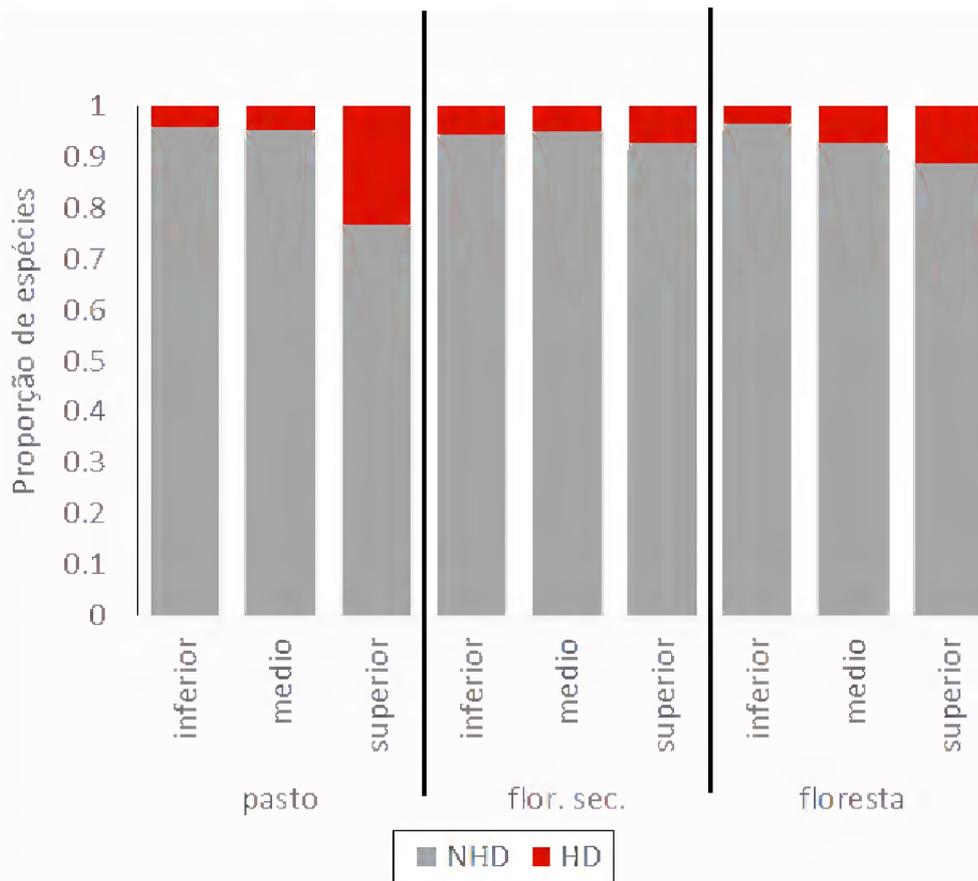
Para verificar se o grau de conservação das áreas influencia nos padrões de hiperdominância das comunidades vegetais, as espécies hiperdominantes foram classificadas como em Mitja et al. (2008): uma classificação que combina formas biológicas (herbáceas ou lenhosas) e origem (florestais ou secundárias/pioneiras). O grau de conservação das áreas, analisado pelo percentual de cobertura florestal, seguiu a ordem da Tabela 4.1 e foi utilizado para análise descritiva dos resultados. Todas as análises foram realizadas no R 3.4.1 (R Core Team, 2017).

### 4.3. Resultados

#### 4.3.1 Descrição dos Padrões de hiperdominância

No total foram encontradas 1.333 espécies e 419 morfoespécies (maioria das morfoespécies pertencem ao estrato inferior), distribuídas entre 21.402 indivíduos no estrato inferior, 13.727 no médio e 3.008 no superior. O percentual de espécies hiperdominantes aumentou do estrato inferior para o superior (Figura 4.2 e Tabela 4.2), porém, se unificarmos os estratos, somente 25 (5,10%) espécies foram hiperdominantes nos pastos, 68 (6,55%) nas florestas secundárias e 79 (6,96%) nas florestas remanescentes. *Eschweilera coriacea* esteve entre as 10 mais abundantes em todos os estratos das florestas remanescentes, e *Tapirira guianensis* foi uma das mais abundantes nas florestas remanescentes e florestas secundárias

(Tabela 4.3). Vale ressaltar o domínio de espécies do gênero *Cecropia*, com 3 espécies dentre as 10 hiperdominantes no estrato superior das florestas secundárias. Dentre as espécies hiperdominantes, 43,3% (61 espécies) foram encontradas exclusivamente em florestas remanescentes, 27,7% (39 sp.) exclusivas de florestas secundárias e 10,7% (15 sp.) em pastos, 17% (24 sp.) espécies foram hiperdominantes em dois ambientes e 1,4% (2 sp.) nos 3 ambientes estudados.



**Figura 4.2.** Proporção de espécies hiperdominantes (vermelho) em cada estrato e ambiente.

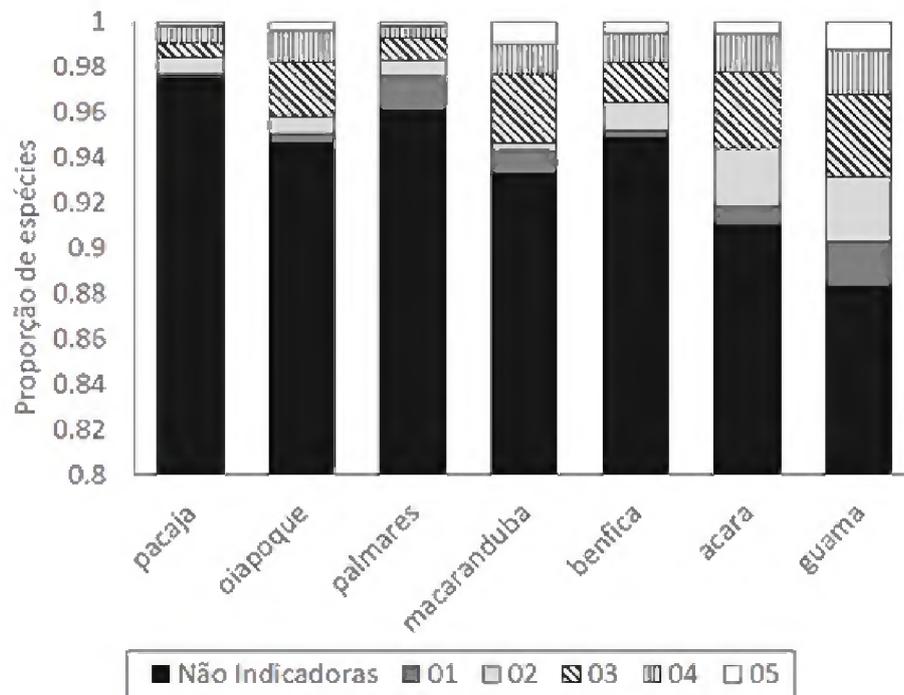
**Tabela 4.2.** Percentual de espécies hiperdominantes (em parênteses os valores absolutos) nos diferentes ambientes e estratos da vegetação

	pasto	flor. sec.	floresta
inferior	4,1% (18)	4,25% (31)	3,5% (26)
médio	4,7% (04)	4,8% (27)	7,19% (42)
superior	23,1% (03)	7,0% (13)	11,4% (37)

**Tabela 4.3.** As 10 hiperdominantes mais abundantes nos 3 estratos e ambientes. N = abundância da espécie na região; P = espécie pioneira e F = espécie florestal. HD = hiperdominantes; N\_HD = não hiperdominantes.

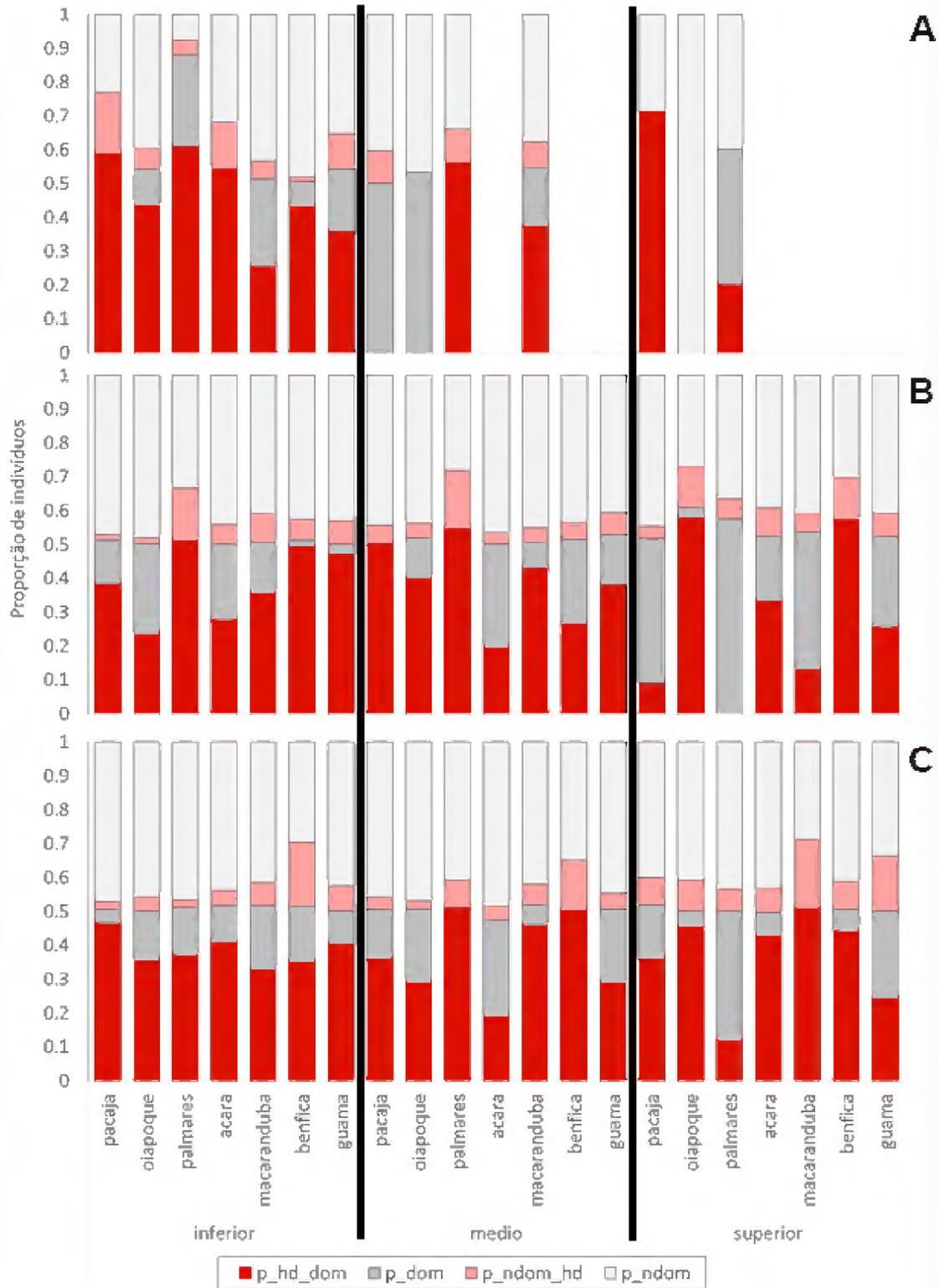
PASTO		FLOR. SECUNDÁRIA		FLORESTA	
<b>Estrato Inferior</b>					
<b>Espécie</b>		<b>Espécie</b>		<b>Espécie</b>	
<i>Fimbristyles annus</i>	P	<i>Cassia patellaria</i>	P	<i>Adiantum argutum</i>	F
<i>Paspalum conjugatum</i>	P	<i>Lygodium venustum</i>	F	<i>Bauhinia guianensis</i>	F
<i>Rhynchospora ciliata</i>	P	<i>Adiantum argutum</i>	F	<i>Protium pilosum</i>	F
<i>Desmodium barbatum</i>	P	<i>Borreria latifolia</i>	P	<i>Olyra latifolia</i>	F
<i>Desmodium canum</i>	P	<i>Synedrella nodiflora</i>	P	<i>Eschweilera coriacea</i>	F
<i>Hyptis atrorubens</i>	F	<i>Borreria verticillata</i>	P	<i>Adiantum latifolium</i>	F
<i>Borreria verticillata</i>	P	<i>Lasiacis ligulata</i>	F	<i>Inga edulis</i>	F
<i>Brachiaria decumbens</i>	P	<i>Olyra latifolia</i>	F	<i>Rinorea neglecta</i>	F
<i>Sida rhombifolia</i>	P	<i>Pueraria phaseoloides</i>	P	<i>Poecilanthe effusa</i>	F
<i>Panicum merterisii</i>	P	<i>Calopogonium mucunoides</i>	P	<i>Duguetia flagellaris</i>	F
+ 8 HD; +419 N_HD		+ 21 HD; +679 N_HD		+ 17 HD; +745 N_HD	
<b>Estrato Médio</b>					
<b>Espécie</b>		<b>Espécie</b>		<b>Espécie</b>	
<i>Vernonia brasiliiana</i>	P	<i>Banara guianensis</i>	P	<i>Aparisthium cordatum</i>	F
<i>Solanum crinitum</i>	P	<i>Vismia baccifera</i>	P	<i>Cecropia palmata</i>	P
<i>Banara guianensis</i>	P	<i>Cecropia palmata</i>	P	<i>Rinorea neglecta</i>	F
<i>Solanum rugosum</i>	P	<i>Cordia scabrifolia</i>	F	<i>Duguetia cadaverica</i>	F
+ 0 HD; +81 N_HD		<i>Rollinia exsucca</i>	F	<i>Piper colubrinum</i>	F
		<i>Trema micrantha</i>	P	<i>Protium apiculatum</i>	F
		<i>Vismia guianensis</i>	P	<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	F
		<i>Attalea speciosa</i>	F	<i>Eschweilera coriacea</i>	F
		<i>Miconia minutiflora</i>	P	<i>Trema micrantha</i>	P
		<i>Palicourea guianensis</i>	F	<i>Protium pilosum</i>	F
		+ 16 HD; +512 N_HD		+ 32 HD; +542 N_HD	
<b>Estrato Superior</b>					
<b>Espécie</b>		<b>Espécie</b>		<b>Espécie</b>	
<i>Attalea speciosa</i>	F	<i>Cecropia palmata</i>	P	<i>Protium apiculatum</i>	F
<i>Inga sp.</i>	F	<i>Cecropia obtusa</i>	P	<i>Eschweilera coriacea</i>	F
<i>Alexa grandiflora</i>	F	<i>Vismia guianensis</i>	P	<i>Poecilanthe effusa</i>	F
+ 0 HD; + 10 N_HD		<i>Tapirira guianensis</i>	P	<i>Iryanthera juruensis</i>	F
		<i>Guazuma ulmifolia</i>	F	<i>Dodecastigma integifolia</i>	F
		<i>Cecropia sciadophylla</i>	P	<i>Euterpe oleracea</i>	F
		<i>Ocotea guianensis</i>	F	<i>Alexa grandiflora</i>	F
		<i>Annona exsucca</i>	F	<i>Virola michelii</i>	F
		<i>Inga alba</i>	F	<i>Pouteria gongripai</i>	F
		<i>Laetia procera</i>	F	<i>Tapirira guianensis</i>	P
		+ 3 HD; + 171 N_HD		+ 28 HD; + 295 N_HD	

Poucas espécies hiperdominantes foram consideradas indicadoras, o total variou de 2,5% (Pacajá) a 11,3% (Guamá) (Figura 4.3), sendo que a maioria das espécies indicadoras foram associadas a 3 ou 4 áreas e poucas espécies indicadoras de uma só área (de 0,19% a 2,0%), sugerindo poucas espécies de distribuição restrita nesse grupo. Esse padrão de hiperdominantes generalistas é reforçado com a alta proporção de espécies hiperdominantes também dominantes locais (hd+dom) na maioria das áreas (Figura 4.4). Em poucas áreas foi observada a baixa proporção de hd+dom, como por exemplo Palmares que não apresentou nenhuma espécie desse grupo no estrato superior das florestas secundárias e baixa proporção nas florestas remanescentes.

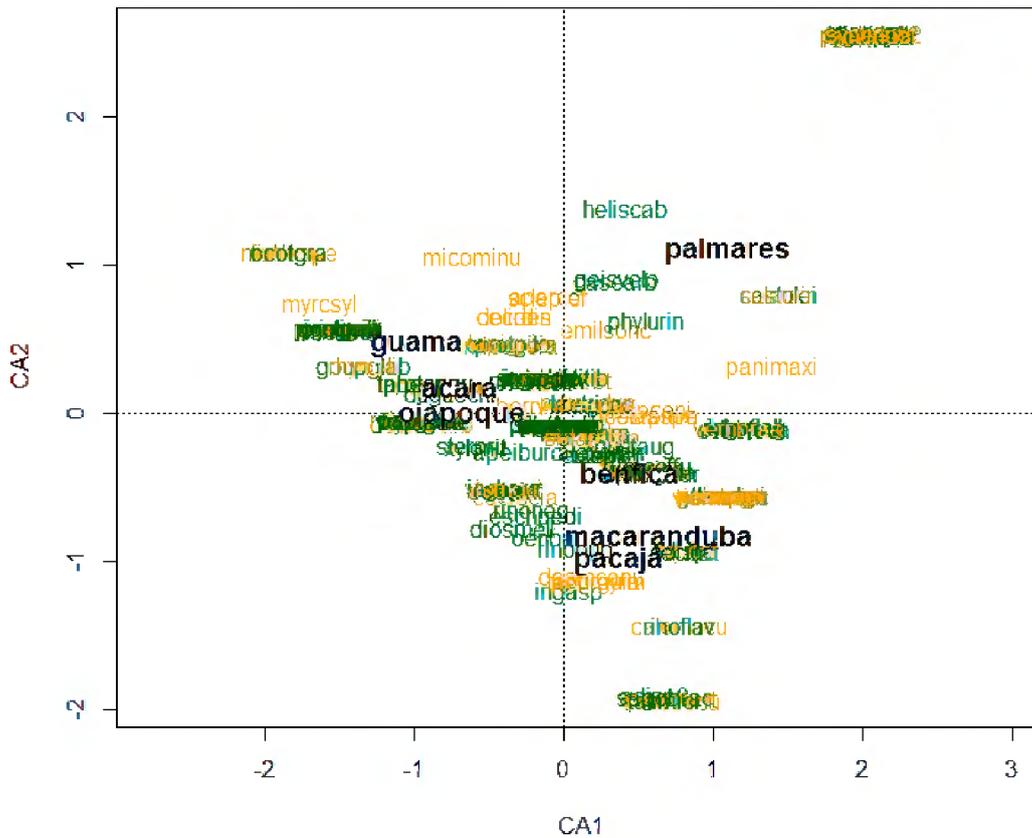


**Figura 4.3.** Percentual de espécies não-indicadoras e indicadoras. Os valores representam o percentual de espécies indicadoras de 01 até 05 áreas. O recorte acima dos 0.8 foi necessário para apresentar graficamente as baixas proporções encontradas.

Quando ordenadas as espécies hiperdominante na Análise de Correspondência (CA1 explicou aprox. 36% e CA2 aprox. 24%, total de 60% da variação explicada em 2 eixos), parece existir um fator geográfico associado ao eixo 1, onde áreas ao norte se posicionaram ao lado esquerdo e áreas mais ao sul ao lado direito da ordenação. As áreas de Maçaranduba e Pacajá foram muito similares, assim como as áreas de Acará e Oiapoque (Figura 4.5).



**Figura 4.4.** Proporção de espécies hiperdominantes + dominantes ( $p_{hd\_dom}$ ), somente dominantes localmente ( $p_{dom}$ ), espécies hiperdominantes + não dominantes, ( $p_{ndom\_hd}$ ) e não dominantes ( $p_{ndom}$ ) em (A) pastos, (B) florestas secundárias e (C) florestas. As áreas estão ordenadas da mais conservada (Pacajá) para a menos conservada (Guamá).



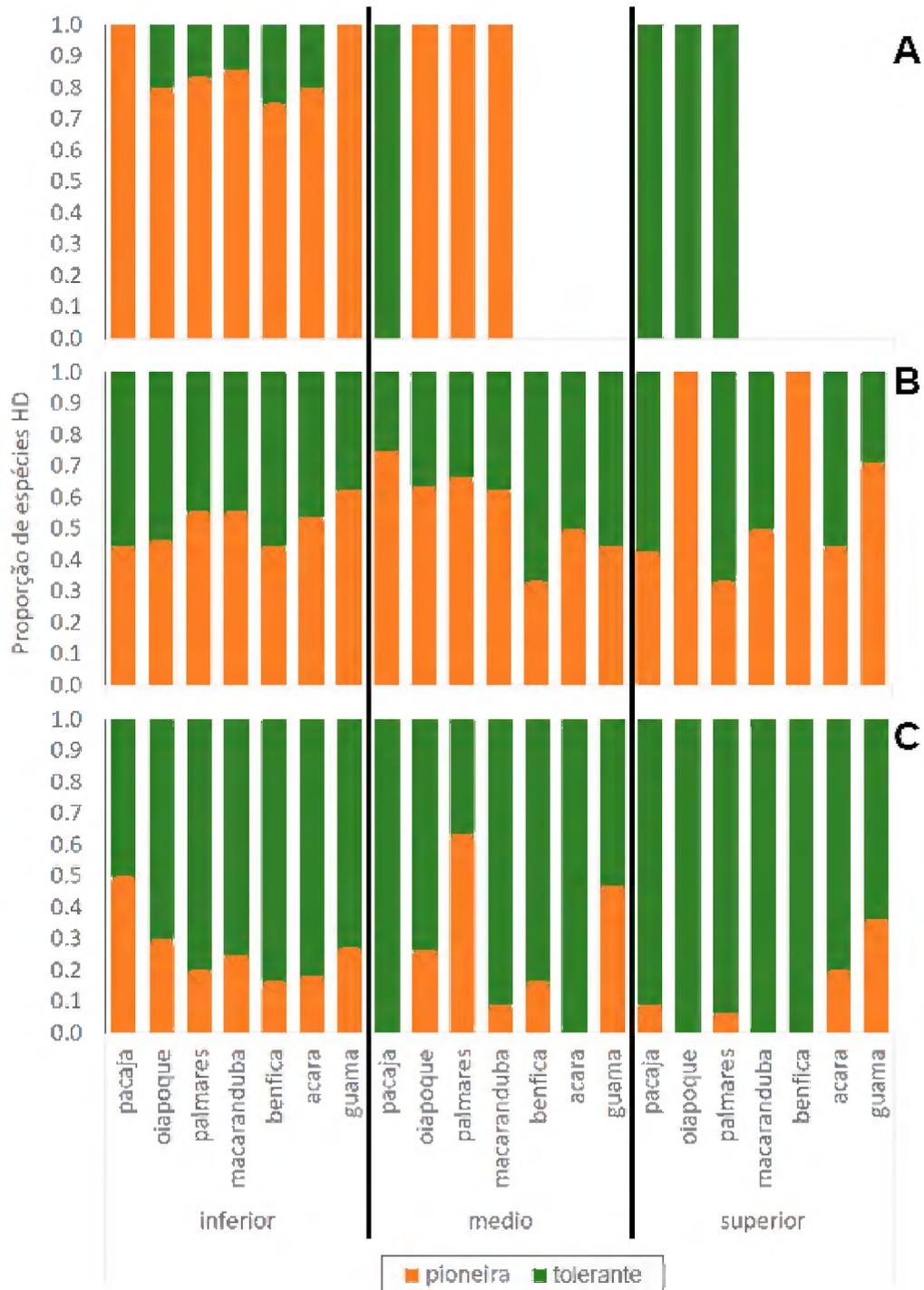
**Figura 4.5.** Análise de correspondência indicando as áreas estudadas e os gradientes de espécies entre elas. Espécies em verde = florestais; espécies em laranja = pioneiras.

#### 4.3.2 Hiperdominância vs. Conservação das Áreas

O efeito da conservação das áreas estudadas não causou aumento ou redução da proporção de espécies hiperdominantes florestais (Figura 4.6). Essa ausência de efeito pode ser exemplificada pelo estrato inferior dos pastos, onde a área mais conservada (Pacajá) foi dominada por pioneiras, assim como a área mais degradada (Guamá); outro exemplo é o estrato superior das florestas secundárias, com espécies pioneiras hiperdominante em áreas bem contrastantes, como Oiapoque e Benfíca. Nas florestas secundárias foi observado na maioria das áreas o equilíbrio entre florestais e pioneiras, e nas florestas remanescentes a proporção de espécies florestais prevaleceu e teve um pequeno aumento gradual do estrato inferior para o superior (Figura 4.6).

A análise de ordenação (Figura 4.5) também indicou que os grupos ecológicos não estão relacionados com o grau de conservação das áreas. Espécies florestais ou pioneiras estão distribuídas de forma aparentemente aleatória pela ordenação, o padrão de distribuição das

espécies ao redor das áreas não indica maior proporção de algum dos grupos em áreas melhor ou pior conservadas.



**Figura 4.6.** Proporção de espécies hiperdominantes florestais (verde) e pioneiras (laranja) em (A) pastos, (B) florestas secundárias e (C) pastos, nos 3 estratos. As áreas estão ordenadas da mais conservada (Pacajá) para a menos conservada (Guamá).

#### 4.4. Discussão

##### 4.4.1 Descrição dos Padrões de Hiperdominância

Considerando todos os estratos florestais, em 3 diferentes ambientes, somente 141 espécies vegetais (aprox. 8,0% do total) detiveram cerca de metade de todos os indivíduos das regiões estudadas. Esse pequeno número de espécies vegetais (de ervas a grandes árvores), com ampla distribuição e alta abundância, mais do que um checklist, indica um conjunto de espécies que compõem uma nova realidade da Amazônia em meio à degradação de suas áreas. E mesmo após décadas de intensa degradação das florestas, somente 37% das espécies hiperdominantes foram classificadas como pioneiras, refletindo a resiliência das comunidades vegetais aos impactos humanos.

Comparando a lista de espécies hiperdominantes desse estudo com outros de larga escala na Amazônia, foram encontradas 37 (26,4%) espécies comuns com ter Steege et al. (2013), que listaram 227 espécies, e 36 (25,5%) com Fauset et al. (2015), que listaram 182 espécies. Porém, nem todas as espécies hiperdominantes em comum com outras listas amazônicas foram encontradas em ambientes de florestas remanescentes, como os estudados por ter Steege et al (2013) e Fauset et al (2015). *Attalea speciosa* foi encontrada dentre as hiperdominantes nos 3 ambientes, pois é uma espécie altamente adaptada às queimadas, comuns em regiões muito antropizadas (Sampaio et al. 2012; Santos e Mitja 2011, 2017). Quatro espécies hiperdominantes exclusivas de florestas secundárias (*Cecropia sciadophylla*, *Laetia procera*, *Ocotea guianensis* e *Pourouma guianensis*) e cinco espécies hiperdominantes em florestas secundárias e florestas remanescentes (*Eschweilera coriacea*, *Inga alba*, *Poecilanthe effusa*, *Tapirira guianensis* e *Xylopia nitida*).

A presença dessas espécies nas listas regionais de hiperdominantes em florestas não-perturbadas, considerando que a maioria, com exceção de *E. coriacea* e *P. effusa*, são comuns em ambientes antropizados (Vieira et al. 2003; Amaral et al. 2009; Santos et al. 2012), indica que os distúrbios naturais (como a formação de clareiras) têm papel fundamental no sucesso de “hiper-populações” dessas espécies pioneiras generalistas (Grau 2004) em toda Amazônia.

O fato de que mais de 80% das espécies hiperdominantes foram classificadas como não-indicadoras, pois estavam associadas a várias áreas, somado as altas proporções de espécies hiperdominantes + dominantes estar presentes em todas as áreas, sugerem que apesar da heterogeneidade das paisagens, as espécies hiperdominantes são bem adaptadas às novas condições impostas nas paisagens antropizadas. A literatura cita modificações florísticas e

estruturais, homogeneizando as espécies das comunidades vegetais nas paisagens antropizadas em subgrupos de espécies pioneiras e/ou não-tolerantes à sombra (Santo-Silva et al. 2016). Os resultados desse estudo sugerem que poucas espécies, independente do grupo ecológico ao qual pertencem, se estabelecem e dominam as áreas degradadas da Amazônia oriental.

Esse resultado indica que os fatores que definem quais espécies hiperdominam nas áreas antropizadas devem estar mais associados à convergência de algumas das características de grupos generalistas, independente das estratégias ecológicas ou relações filogenéticas (Santo-Silva et al. 2018). A baixa proporção de espécies pioneiras (37%) dentre as hiperdominantes reflete esse padrão diferente do encontrado em literatura.

O aumento nas proporções de hiperdominância entre o estrato inferior e superior (Tabela 4.1 e Figura 4.2) reflete a maior proporção de espécies pioneiras nos estratos inferior e médio, pois espécies pioneiras se reproduzem com maior frequência e geram mais plântulas e juvenis que espécies tolerantes à sombra (Whitmore 1989), isso faz com que menos espécies detenham 50% dos indivíduos, logo, reduzindo o percentual de espécies hiperdominantes. Esse padrão também reflete como as assembléias de plântulas e juvenis são mais afetados por mudanças recentes nas paisagens, sendo gradualmente dominadas por espécies pioneiras, enquanto árvores são mais resilientes (Metzger et al. 2009; Rigueira et al. 2013).

#### 4.4.2 Hiperdominância vs. Conservação das Áreas

É importante ressaltar a ausência de padrões de hiperdominância relacionados às paisagens com diferentes graus de conservação. Apesar da literatura indicar que os padrões de hiperdominância não estão ligados às características funcionais das plantas, como densidade de madeira e peso das sementes (ter Steege et al. 2013), estudos apontam os efeitos das ações antrópicas sobre a composição (Do Vale et al. 2015; 2018) e estrutura das comunidades vegetais (Costa et al. 2012; Do Vale et al. 2017; Santo-Silva et al. 2016; Sampaio et al. 2006; Mafra 2015; Vieira et al. 2003; Freitas et al. 2015) em paisagens antropizadas. Por isso, esperava-se que esse fator também afetasse os padrões de hiperdominância das espécies e dos grupos ecológicos associados, porém outras variáveis parecem influenciar a seleção das espécies mais abundantes.

Uma explicação para a ausência de efeito do grau de conservação sobre o padrão de hiperdominância e sobre as proporções de grupos ecológicos nas áreas pode estar no critério utilizado para medir o grau de conservação, a proporção de cobertura florestal. Apesar de

Rocha-Santos et al. (2017) encontrar efeito da quantidade de habitat sobre comunidades vegetais, diversos autores indicam como a composição e configuração das paisagens afetam diversos processos ecológicos. Cote et al. (2016) indicou que a fragmentação de habitats pode modificar as síndromes de dispersão das espécies. Santo-Silva et al. (2013) identificaram efeito significativo do tamanho dos fragmentos sobre o estrato herbáceo em remanescentes de Floresta Atlântica, com pequenos fragmentos dominados por poucas espécies pioneiras. O efeito de várias métricas de configuração da paisagem sobre as comunidades vegetais, não só a proporção de habitats, também foi observado no Capítulo 3 dessa tese.

A análise de ordenação sugere a existência de um efeito geográfico sobre as espécies hiperdominantes. Acará e Guamá são áreas próximas geograficamente, e as mais próximas do Oiapoque. As outras áreas se situam mais ao sul/leste do Pará. Essa relação sugere que os fatores que afetam os padrões encontrados estejam ligados também ao sucesso na dispersão de propágulos das espécies hiperdominantes. O sucesso na dispersão também é apontado como uma das possíveis explicações por Pitman et al. (2001) para as oligarquias (conceito similar a hiperdominância) de espécies arbóreas.

Obviamente existem características comuns às espécies hiperdominantes de paisagens antropizadas, pois o filtro criado por décadas (ou séculos) de degradação ambiental atuam constantemente nesse processo (Matos et al, 2017), mas esse padrão não está diretamente relacionado aos grupos ecológicos das espécies. Por exemplo, Santo-Silva et al. (in press) não encontraram relações entre as características filogenéticas das espécies arbóreas e a proporção de não-tolerantes à sombra, nem com o percentual de cobertura florestal das paisagens antropizadas. A baixa proporção de espécies pioneiras (37%) dentre as hiperdominantes reflete esse padrão inesperado para áreas degradadas, bem diferente do encontrado em literatura.

#### **4.5. Conclusões**

Cerca de 8% de todas as espécies detêm 50% dos indivíduos da Amazônia oriental. Esse grupo de espécies vegetais (de ervas a grandes árvores) possui ampla distribuição e mesmo após décadas de intensa degradação das florestas, ainda se caracterizam por apresentar 63% de espécies florestais, refletindo a resiliência das comunidades vegetais florestais aos impactos humanos.

Poucas espécies estiveram diretamente associadas somente a uma das áreas estudadas, a maioria das espécies hiperdominantes estão presentes em várias das áreas mostrando que as espécies hiperdominantes da região são generalistas.

Apesar do grau de conservação das áreas não influenciar os padrões de hiperdominância e as características ecológicas das espécies hiperdominantes, parece existir o efeito da posição geográfica das áreas sobre a composição dessas espécies.

#### 4.6. Referências Bibliográficas

- Amaral DD, Vieira ICG, Almeida SS, et al (2009) Checklist da flora arbórea de remanescentes florestais da região metropolitana de Belém e valor histórico dos fragmentos, Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* 4:231-289
- Barot S, Mitja D, Miranda IS et al (2005) Reproductive plasticity in an Amazonian palm. *Evolutionary Ecology Research* 7:1051-1065
- Coelho RFR, Miranda, IS, Mitja, D (2012) Caracterização do processo sucessional no Projeto de Assentamento Benfica, sudeste do estado do Pará, Amazônia oriental. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 7:251-282
- Coelho RFR, Miranda IS, Mitja D (2013) Conservação das florestas do Projeto de Assentamento Benfica, sudeste da Amazônia. *Ciência Florestal* 23: 1-17
- Costa LGS, Miranda IS, Grimaldi M. et al (2012). Biomass in different types of land use in the Brazil's "arc of deforestation". *For. Ecol. Manag.* 278:101–109
- Cote J, Bestion E, Jacob S et al (2017) Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes. *Ecography* 40:56-73
- De Caceres M, Legendre P (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference *Ecology*, 90(12), 3566-3574
- Do Vale I, Miranda IS, Mitja D et al (2015). Tree regeneration under different land use mosaics in the Brazilian Amazon's arc of deforestation. *Environ. Manag.* 56:342–354
- Do Vale I, Miranda IS, Mitja D, Santos GGA (2017) Riqueza de plantas em mosaicos rurais na região do arco do desmatamento. Amazônia Oriental, Brasil. *Revista Espacios* 38(36): 29
- Do Vale, I, Miranda IS, Mitja D et al (2018) Successional Processes In Agricultural Mosaics In The Eastern Amazon. *Agriculture Ecosystems & Environment* 256:51-60
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs* 67: 345-366
- Fahrig, L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40(9): 1649-1663
- Fauset S, Johnson MO, Gloor M et al (2015) Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications* 6:6857
- Freitas MAB, Vieira ICG, Albernaz ALKM et al (2015) Floristic impoverishment of Amazonian floodplain forests managed for açaí fruit production. *Forest Ecology and Management* 351:20-27

- Grau HR (2004) Landscape context and local-scale environment influence regeneration of pioneer tree species in treefall gaps. *Biotropica* 36(1):52-59
- Grimaldi M, Oszwald J, Dolédec S et al (2014) Ecosystem services of regulation and support in Amazonian pioneer fronts: searching for landscape drivers. *Land. Ecol.* 29:311–328
- Hubbell SP, He F, Condit R (2008) How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105:11498-11504
- Hubbell SP. 2013. Tropical rain forest conservation and the twin challenges of diversity and rarity. *Ecology and Evolution* 3:3263–3274
- IBGE (2004) Mapa de Vegetação do Brasil, 2nd edn. Governo Federal do Brasil, Rio de Janeiro
- IBGE. 2016. Mapa de Cobertura e Uso da Terra do Brasil 2014., 1ª ed. Governo Federal do Brasil, Rio de Janeiro
- Vieira ICG, Almeida AS, Davidson EA et al (2003) Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazônia. *Remote Sensing of Environment* 87:470–481
- INPE (2016) Coordenação Geral de Observação da Terra - OBT. Projeto PRODES: monitoramento da Floresta Amazônica Brasileira por Satélite. Disponível em: <<http://www.dpi.inpe.br/prodesdigital/dadosn/mosaicos/2016/>>. Acesso em: 30/11/2017
- Lavelle P, Dolédec S, De Sartre XA et al (2016). Unsustainable landscapes of deforested Amazonia: an analysis of the relationships among landscapes and the social, economic and environmental profiles of farms at different ages following deforestation. *Glob. Environ. Change* 40:137–155
- Levis C, Costa FR, Bongers F et al (2017) Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* 355:925-931
- Mafra NA (2015) O processo sucessional na paisagem do Município do Oiapoque, Estado do Amapá. Dissertação de mestrado. PPGCF, Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, Pará, Brazil.
- Marichal R, Grimaldi M, Feijoo MA (2014) Soil macroinvertebrate communities and ecosystem services in deforested landscapes of Amazonia. *Appl. Soil Ecol.* 83:177–185
- Matos FAR, Magnago LFS, Gastauer M et al (2017) Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical Forest. *Journal of Ecology* 1:265–276
- Metzger JP, Martensen AC, Dixo M (2009) Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological conservation* 142:1166-1177
- Miranda IS, Mitja D, Silva TS (2009) Mutual Influence of Forests and Pastures on the seedbanks in the Eastern Amazon. *Weed Research* 49:499-50
- Mitja D, Miranda IS, Velasquez E et al (2008) Plant species richness and floristic composition change along a rice-pasture sequence in subsistence farms of Brazilian Amazon (Benfica, State of Pará). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 124:72-84

- Mitja D, Miranda IS (2010) Weed community dynamics in two pastures grown after clearing Brazilian Amazonian rainforest. *Weed Research* 50:63-173
- Mitja D, Delaître E, Santos AM et al (2017) Satellite Images Combined with Field Data Reveal Negative Changes in the Distribution of Babassu Palms after Clearing off Amazonian Forests. *Environmental Management* 56:1-16.
- Moreno GDS, Guerra GAD (2012). O drama da instalação de famílias agricultoras na mesorregião sudeste paraense. *NERA*, 15:21
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M et al (2017) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oszwald J, Gond V, Dolédec S, Lavelle P (2011) Identification d'indicateurs de changement d'occupation du sol pour le suivides mosaïques paysagères. *Bois et Forêts des Trop.* 307:8–21.
- Pitman NCA, Terborgh JW, Silman MR et al (2001) Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82:2101-2117
- Pitman NCA, Silman MR, Terborgh JW (20130) Oligarchies in Amazonian tree communities: a ten year review. *Ecography* 36:114-123
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rigueira DMG, da Rocha, PLB, Mariano-Neto E. 2013. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. *Biodiversity and conservation* 22:3141-3163.
- Rocha-Santos L, Benchimol M, Mayfield MM et al. (2017) Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. *PloS one* 12(4): e0175545
- Rodrigues ASL, Ewers RM, Parry L et al (2009) Boom-and-bust development patterns across the Amazon deforestation frontier. *Science* 324:1435–1437
- Sampaio SMN, Miranda IS, Laques AE et al (2010) Complexidade das paisagens do Projeto de Assentamento Benfca, sudeste paraense, Estado do Pará. *Geografia*, 35(3):589-604
- Sampaio SMN, Laques A-E, Coelho RFR et al (2006) Tipos de paisagens: um instrumento de identificação e avaliação de sistemas agroflorestais em assentamentos rurais na mesorregião Sudeste paraense (PA). In: Congresso Brasileiro De Sistemas Agroflorestais, Campos dos Goytacazes, RJ. *Sistemas agroflorestais: bases científicas para o desenvolvimento sustentável*.
- Sampaio SMN, Homma AKO, Laques A et al (2012) Formation of babassu in degraded areas by human action in Southeast Pará, Brazil: its importance for recovery of legal reserve areas. In: *Ecological Economics And Rio+20: Challenges And Contributions For A Green Economy*, 2012, 2012, Rio De Janeiro. *Relatório Rio+20 O Modelo Brasileiro - Relatório de Sustentabilidade da Organização da Conferência das Nações Unidas sobre Desenvolvimento Sustentável*. Brasília: Fundação Alexandre de Gusmão.
- Sampaio SMN, Miranda IS, Laques AE, Mitja D et al (2010) Complexidade das paisagens do Projeto de Assentamento Benfca, sudeste paraense, Estado do Pará. *Geografia*, 35(3):589-604

- Santos, AM, Mitja D (2011) Pastagens arborizadas no projeto de assentamento Benfica, município de Itupiranga, Pará, Brasil. *Revista Árvore* 35:919-930
- Santos GGA, Oliveira M, Miranda IS (2017) "Efeitos da escala e configuração da paisagem sobre comunidades vegetais em uma paisagem antropizada no nordeste da Amazônia." *Revista Espacios* 38:27
- Santos GGA, Santos BA, Nascimento HE (2012) Contrasting Demographic Structure of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges. *Biotropica*, 44(6):771-778
- Santos AM, Mitja D, Delaître E et al (2017) Estimating babassu palm density using automatic palm tree detection with very high spatial resolution satellite images. *Journal of environmental management* 193:40-51
- Santo-Silva, E. E., Almeida, W. R., Melo, F. P., Zickel, C. S., & Tabarelli, M. (2013). The nature of seedling assemblages in a fragmented tropical landscape: implications for forest regeneration. *Biotropica*, 45(3), 386-394.
- Santo-Silva EE, Almeida WR, Tabarelli M (2016) Habitat fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plant Ecology* 217:1129-1140
- Santo-Silva, Edgar E., et al. (in press) Phylogenetic dimension of tree communities reveals high conservation value of disturbed tropical rainforests. *Diversity and Distributions*
- Soares-Filho BS, Nepstad, DC, Curran LM et al (2013) Eds., LBA-ECO LC-14 Modeled Deforestation Scenarios, Amazon Basin: 2002-2050 (Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, TN); Disponível em: [http://daac.ornl.gov/LBA/guides/LC14\\_Amazon\\_Scenarios.html](http://daac.ornl.gov/LBA/guides/LC14_Amazon_Scenarios.html). Acessado em 15/10/2017
- Ter Steege H, Pitman NC, Sabatier D et al (2013) Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342: 1243092
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241-244
- Vieira ICG, Almeida AS, Davidson EA et al (2003) Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazônia. *Remote Sensing of Environment* 87:470-481
- Whitmore TC (1989) Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology* 70:536-538

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao longo dessa tese ficou claro que as modificações humanas têm grande impacto sobre os padrões de dominância e hiperdominância nas comunidades vegetais da Amazônia oriental. Cada capítulo abordou um aspecto das relações de hiperdominância entre as espécies e o ambiente que as cercam, seguindo uma linha de raciocínio que esclarecesse qual a relação entre as características ecológicas/funcionais das espécies hiperdominantes e as variações de abundância e biomassa nas diferentes coberturas da terra (Capítulo 2), como as características das paisagens nas mais diversas escalas afetam os padrões de dominância nas comunidades vegetais remanescentes (Capítulo 3) e quais os padrões de hiperdominância em uma outra Amazônia que não a dominada por florestas primárias ou bem conservadas (Capítulo 4).

Em vários aspectos, fomos surpreendidos com respostas diversas das hipóteses iniciais, o que nos indicou uma maior complexidade de fatores que influenciam as relações analisadas, que pode gerar novas oportunidades de pesquisa e direcionar diferentes abordagens sobre os padrões de hiperdominância em florestas tropicais. Mas no geral, os seguintes aspectos foram pontuados como mais relevantes:

- 1- Os padrões de hiperdominância em biomassa são influenciados pelo efeito do tamanho dos indivíduos e (em menor intensidade) a densidade de madeira, e os padrões de hiperdominância em abundância apresentaram diferenças significativas entre os tipos de coberturas.
- 2- A degradação da paisagem, e.g. proporção de área não-florestada, tem fator preponderante sobre as respostas das comunidades e cada estrato da vegetação parece estar associado à diferentes processos, em diferentes escalas da paisagem. Enquanto foram observadas métricas associadas ao estrato inferior até 800 m, as árvores começaram a responder positivamente às métricas que refletem ambientes conservados a partir de 4 km<sup>2</sup>.
- 3- Quando foram unificadas todas as áreas, foi observado que cerca de 8% (141 sp.) de todas as espécies detêm 50% dos indivíduos da região. Além disso, não foram observadas relações entre o grau de conservação das áreas e os grupos ecológicos das espécies hiperdominantes, indicando que, apesar de pertencerem a diferentes grupos, as espécies hiperdominantes devem possuir características que convergem para garantir o grande sucesso em toda a região.

Os resultados apresentados nesta tese levam aos seguintes questionamentos:

- Porque os padrões de hiperdominância em abundância não variaram entre tipos de cobertura e também entre áreas?
  - Será que existem, e quais são, mecanismos que regulam a (hiper)dominância nas comunidades que são resilientes o suficiente para afetarem de forma similar diferentes ambientes?
  - Quais características as espécies possuem que as levam a se tornarem hiperdominantes?
- Responder essas questões é uma sugestão para um próximo passo, no sentido de avançar o conhecimento sobre o tema.