



-  
**LUCAS PEREIRA ZANZINI**

**INFLUÊNCIA DA DISTÂNCIA GEOGRÁFICA E DE FILTROS  
AMBIENTAIS SOBRE A DIVERSIDADE DE ESPÉCIES  
ARBÓREAS NA AMAZÔNIA**

**LAVRAS - MG  
2025**

**LUCAS PEREIRA ZANZINI**

**INFLUÊNCIA DA DISTÂNCIA GEOGRÁFICA E DE FILTROS AMBIENTAIS  
SOBRE A DIVERSIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA AMAZÔNIA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ciências Florestais, para obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Eduardo van den Berg  
Orientador

**LAVRAS - MG  
2025**

**Ficha Catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração  
de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com  
dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Pereira Zanzini, Lucas.

Influência da distância geográfica e de filtros ambientais sobre a diversidade de espécies arbóreas na Amazônia / Lucas Pereira Zanzini. - 2025.  
70 p.

Orientador: Eduardo van den Berg

Dissertação (Mestrado Acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2025.  
Bibliografia.

1. Altitude. 2. Distância Geográfica. 3. Diversidade. 4. Espécies Arbóreas. 5. Filtros Ambientais. I. van den Berg, Eduardo. II. Universidade Federal de Lavras. III. Título.

**LUCAS PEREIRA ZANZINI**

**INFLUÊNCIA DA DISTÂNCIA GEOGRÁFICA E DE FILTROS AMBIENTAIS  
SOBRE A DIVERSIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA AMAZÔNIA**

**INFLUENCE OF GEOGRAPHIC DISTANCE AND ENVIRONMENTAL FILTERS  
ON THE DIVERSITY OF TREE SPECIES IN THE AMAZON**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ciências Florestais, para obtenção do título de Mestre.

Aprovado em 31 de março de 2025

Dra. Fernanda Moreira Gianasi - UFLA

Dr. Rodrigo Antônio Castro Souza - UFMT

Prof. Dr. Eduardo van den Berg  
Orientador

**LAVRAS - MG  
2025**

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Ciências Florestais, pela oportunidade concedida para realização do mestrado. A agências de fomento Fapemig pelos recursos disponibilizados para a realização desse trabalho durante o meu período de pós-graduação. Aos professores do Departamento de Ciências Florestais da UFLA, pelos ensinamentos transmitidos e harmoniosa convivência.

Gostaria de expressar minha sincera gratidão ao professor Dr. Eduardo van den Berg, pela orientação, paciência e dedicação ao longo deste processo. Seus ensinamentos foram de grande relevância para a realização deste trabalho e para o meu crescimento profissional. A sua disposição em partilhar conhecimento e oferecer apoio fez toda a diferença na minha jornada acadêmica.

Meus sinceros agradecimentos a todos os membros da banca examinadora: Tainá Mamede Cirne Silva, Fernanda Moreira Gianasi e Rodrigo Antônio Castro Souza por dedicarem seu tempo para ler meu trabalho e fornecer todas as contribuições que ajudaram a enriquecer minha pesquisa.

Agradeço também aos membros dos Laboratórios de Ecologia Vegetal (DEC) e de Ecologia Florestal (DCF), pela infraestrutura, oportunidades de aprendizado e ambiente colaborativo que desenvolveram significativamente para o desenvolvimento deste trabalho. A troca de ideias nas reuniões e o suporte mútuo foram fundamentais para que eu pudesse avançar em minha pesquisa.

Agradeço também à minha família, pelo amor incondicional, incentivo constante e compreensão durante os momentos mais desafiadores desta trajetória. Vocês são minha base e minha inspiração, e sem o apoio de vocês, eu não teria conseguido chegar até aqui. Por fim, agradeço à minha noiva, Lara, por estar sempre ao meu lado em todos os momentos dessa trajetória. Seu apoio e amor foram essenciais para que eu pudesse superar os desafios e seguir em frente.

## RESUMO

A Amazônia abriga a maior floresta tropical úmida do mundo e apresenta complexa riqueza de espécies, apesar da sua importância ecológica, o bioma amazônico vem sofrendo com o desmatamento e degradação ambiental, aumentando a necessidade de pesquisas sobre a sua biodiversidade arbórea. Os objetivos deste estudo foram i) avaliar a influência da distância geográfica e da distância em relação ao rio na composição de espécies; ii) descrever os módulos e parcelas para avaliar como filtros ambientais e espaciais podem influenciar na composição e diversidade de espécies; e iii) avaliar os efeitos dos filtros ambientais e das características espaciais, como altitude e distância do rio, sobre a estrutura da floresta, a riqueza de espécies, a abundância de indivíduos e a saúde da vegetação arbórea. A metodologia foi baseada nos dados de biodiversidade disponíveis no sistema RAPELD do biênio de 2015 a 2017 para a região da Amazônia meridional. Na coleta de dados, foram instalados transectos lineares de 500 metros de comprimento dispostos transversalmente em relação à margem do rio e em diferentes distâncias geográficas. Ao longo de cada transecto, foram estabelecidas parcelas amostrais de 50 x 40 metros (total de 2.000 m<sup>2</sup>), respeitando a distância de 100 metros entre as parcelas de cada transecto, para coleta de dados de variáveis bióticas e abióticas. Para responder ao primeiro objetivo, foram calculadas estimativas de similaridade de espécies e foram realizadas análises multivariadas para verificar a composição de espécies em relação aos módulos (distâncias geográficas) e para verificar a composição de espécies em relação às distâncias do rio. Para responder ao segundo objetivo, foram realizadas análises descritivas das variáveis ambientais e espaciais. Para responder ao terceiro objetivo, diversos Modelos Lineares Generalizados foram criados para avaliar o efeito dos filtros ambientais e espaciais na estrutura da vegetação (diâmetro, altura e área basal das espécies arbóreas), na riqueza de espécies, na abundância de indivíduos e no número de plantas saudáveis da área estudada. Os resultados mostraram que a distância geográfica reduziu a similaridade de espécies entre os módulos avaliados, ao contrário, a distância do rio não influenciou na composição de espécies. A estrutura da floresta foi correlacionada positivamente com as variáveis de solo silte, nitrogênio e magnésio, e com a variável espacial altitude. Entretanto, fósforo e distância do rio apresentaram relação negativa. A riqueza foi menor em áreas com maior quantidade de areia e argila e foi menor em áreas distantes do rio, entretanto, áreas de maior altitude apresentaram maior riqueza. A abundância de indivíduos foi maior em áreas com menor quantidade de argila e em áreas de maior altitude. A porcentagem de plantas saudáveis foi maior em áreas com maior quantidade de areia, silte e fósforo. Diferentes aspectos ecológicos e geográficos interagem para definir a composição, a diversidade e a estrutura da vegetação na Amazônia meridional. Além disso, a pesquisa conclui que os fatores estocásticos que ocorrem na vegetação também devem ser considerados para complementar a explicação dos padrões ecológicos.

Palavras-chave: Altitude; Distância Geográfica; Diversidade; Espécies Arbóreas; Filtros Ambientais.

## ABSTRACT

The Amazon is home to the largest tropical rainforest in the world and presents a complex species richness. Despite its ecological importance, the Amazon biome has been suffering from deforestation and environmental degradation, increasing the need for research on its tree biodiversity. The objectives of this study were i) to evaluate the influence of geographic distance and distance from the river on species composition; ii) to describe the modules and plots to assess how environmental and spatial filters can influence species composition and diversity; and iii) to evaluate the effects of environmental filters and spatial characteristics, such as altitude and distance from the river, on forest structure, species richness, abundance of individuals and the health of tree vegetation. The methodology was based on biodiversity data available in the RAPELD system from 2015 to 2017 for the southern Amazon region. In the data collection, 500-meter-long linear transects were installed, arranged transversely in relation to the river bank and at different geographic distances. Along each transect, sample plots of 50 x 40 meters (total of 2,000 m<sup>2</sup>) were established, respecting the distance of 100 meters between the plots of each transect, to collect data on biotic and abiotic variables. To respond to the first objective, estimates of species similarity were calculated and multivariate analyses were performed to verify the species composition in relation to the modules (geographic distances) and to verify the species composition in relation to distances from the river. To respond to the second objective, descriptive analyses of the environmental and spatial variables were performed. To respond to the third objective, several Generalized Linear Models were created to evaluate the effect of environmental and spatial filters on the vegetation structure (diameter, height and basal area of tree species), on species richness, on the abundance of individuals and on the number of healthy plants in the studied area. The results showed that the geographic distance reduced the species similarity between the evaluated modules, on the contrary, the distance from the river did not influence the species composition. Forest structure was positively correlated with the soil variables silt, nitrogen and magnesium, and with the spatial variable altitude. However, phosphorus and distance from the river showed a negative relationship. Richness was lower in areas with greater amounts of sand and clay and was lower in areas far from the river; however, areas at higher altitudes showed greater richness. The abundance of individuals was higher in areas with less clay and in areas at higher altitudes. The percentage of healthy plants was higher in areas with greater amounts of sand, silt and phosphorus. Different ecological and geographic aspects interact to define the composition, diversity and structure of vegetation in southern Amazonia. In addition, the research concludes that stochastic factors that occur in vegetation should also be considered to complement the explanation of ecological patterns.

Keywords: Altitude; Geographic Distance; Diversity; Tree Species; Environmental Filters.

## **INDICADORES DE IMPACTO**

O presente trabalho aborda os impactos ambientais diretos, bem como os impactos sociais e econômicos indiretos associados à maior floresta tropical úmida do planeta: a Amazônia. Este bioma é um reservatório de biodiversidade que abriga milhões de espécies de plantas e animais, além de integrar a maior bacia hidrográfica do mundo, a Bacia Amazônica. A conservação da Amazônia é indispensável para garantir a prestação de serviços ecossistêmicos essenciais ao ser humano, o equilíbrio ambiental e a mitigação dos impactos das mudanças climáticas. Estudos sobre a estrutura e interações ecológicas da vegetação são fundamentais, pois fatores associados ao solo e clima influenciam na composição e dinâmica florestal. O bioma amazônico contribui significativamente para a estabilidade climática e a segurança hídrica, reforçando a importância de sua conservação e do monitoramento das comunidades florestais. Além de sua relevância ambiental, a Amazônia possui grande valor social, cultural e econômico, oferecendo recursos como alimentos, medicamentos e materiais essenciais para diversas atividades econômicas, importantes para o Brasil e o mundo. Dessa forma, esse trabalho está inserido na área temática de Meio Ambiente da Política Nacional de Extensão da UFLA e no objetivo 15 do Desenvolvimento Sustentável da Organização das Nações Unidas.

## **IMPACT INDICATORS**

This paper looks at the direct environmental impacts, as well as the indirect social and economic impacts associated with the largest tropical rainforest on the planet: the Amazon. This biome is a reservoir of biodiversity that is home to millions of species of plants and animals, as well as being part of the world's largest river basin, the Amazon Basin. The conservation of the Amazon is essential to guarantee the provision of essential ecosystem services to human beings, environmental balance and the mitigation of the impacts of climate change. Studies into the structure and ecological interactions of vegetation are fundamental, as factors associated with soil and climate influence forest composition and dynamics. The Amazon biome contributes significantly to climate stability and water security, reinforcing the importance of its conservation and the monitoring of forest communities. In addition to its environmental importance, the Amazon has great social, cultural and economic value, offering resources such as food, medicines and essential materials for various economic activities, important for Brazil and the world. As such, this work is part of the Environment thematic area of UFLA's National Extension Policy and the United Nations' Sustainable Development Goal 15.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização da área estudada entre os estados do Pará e Mato Grosso (a) e disposição geográfica dos seis módulos (b) representados pelos pontos vermelhos e das parcelas amostrais estabelecidas ao longo do Rio Teles Pires representado por uma coordenada do ponto em azul no mapa de satélite (c). O esquema da imagem à esquerda representa cada módulo amostral, indicando as distâncias entre as parcelas e distância das parcelas em relação ao transecto (d).....25
- Figura 2.** Composição de espécies em relação aos grupos de módulos do experimento usando o Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS). Os números indicados nos grupos representam as parcelas do experimento. O valor do stress da análise NMDS com distância de dissimilaridade de Bray-Curtis foi de 0,233 .....28
- Figura 3.** Composição de espécies em relação aos grupos de distância do rio usando o Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS). Os números indicados nos grupos representam as parcelas do experimento. O valor do stress da análise NMDS com distância de dissimilaridade de Bray-Curtis foi de 0,233.....29
- Figura 4.** Gráfico dos valores de média das variáveis abióticas com erros padrão para cada grupo de módulos, sendo eles o grupo 1 (módulos 1 e 2), o grupo 2 (módulos 3 e 4) e o grupo 3 (módulos 5 e 6). Letras associadas aos grupos representam as diferenças ou semelhanças significativas entre eles. Letras iguais representam grupos iguais e letras diferentes representam grupos diferentes. ....31
- Figura 5.** Efeito do nitrogênio, do fósforo e do magnésio presentes no solo sobre as medidas de diâmetro e altura do peito das espécies arbóreas. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Diâmetro ~ N + P + Mg, família = gaussiana (link = identity).....36
- Figura 6.** Efeito do silte e do magnésio presentes no solo, e da altitude sobre as medidas da altura das espécies arbóreas. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Altura ~ Silte + Soma das bases + K, família = gaussiana (link = log).....39
- Figura 7.** Efeito da areia, do silte e do nitrogênio presentes no solo sobre a área basal das espécies arbóreas. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Área basal ~ Areia + N + Silte, família = gaussiana (link = identity).....42
- Figura 8.** Efeito da areia e da argila presentes no solo, e da distância do rio e altitude sobre a riqueza das espécies arbóreas. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Riqueza ~ Areia + Argila + Altitude + Distância do rio, link = log. A distribuição dos dados utilizada foi a binomial negativa .....45
- Figura 9.** Efeito da argila presente no solo e da altitude sobre a abundância de indivíduos arbóreos. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Abundância ~ Argila + Altitude, link = log. A distribuição dos dados utilizada foi a binomial negativa.....48

**Figura 10.** Efeito da areia, silte e fósforo presente no solo sobre o número de plantas saudáveis das espécies arbóreas através da análise do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Plantas saudáveis ~ Areia + Silte + Argila + Soma das bases + P + Ca, family = gaussiana.....51

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Coordenadas geográficas UTM dos módulos amostrais estabelecidos às margens do rio Teles Pires, para a realização do inventário RAPELD .....24
- Tabela 2.** Teste PERMANOVA da análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) para verificar a diferença entre os grupos de módulos e entre os grupos de distância do rio para composição de espécies arbóreas. Na tabela estão representadas as duas variáveis do modelo, os graus de liberdade (gl), as somas dos quadrados (SQ), os valores do  $R^2$ , os valores de F e os valores de p. Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito..... 29
- Tabela 3.** Descrição das variáveis abióticas por grupos. A tabela apresenta os valores de média, mediana, desvios padrão, número amostral e erro padrão dos grupos, sendo eles o grupo 1 (módulos 1 e 2), o grupo 2 (módulos 3 e 4) e o grupo 3 (módulos 5 e 6). Letras associadas aos grupos representam as diferenças ou semelhanças significativas entre eles. Letras iguais representam grupos iguais e letras diferentes representam grupos diferentes. ....32
- Tabela 4.** Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão do diâmetro a altura do peito das espécies arbóreas por módulos.....35
- Tabela 5.** Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais de solo sobre o diâmetro a altura do peito das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais de nitrogênio, fósforo e magnésio, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas t e os valores de p. Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $D^2$  e  $D^2$  ajustado foram de 0,258 e 0,203, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável soma de bases explicou 18% ( $R^2$  parcial = 0,179), o nitrogênio explicou 15% ( $R^2$  parcial = 0,149), o fósforo explicou 9,4% ( $R^2$  parcial = 0,094), o cálcio explicou 17% ( $R^2$  parcial = 0,168) e o magnésio 11% ( $R^2$  parcial = 0,113).....37
- Tabela 6.** Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da altura das espécies arbóreas por módulos.....37
- Tabela 7.** Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais sobre a altura das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais do solo silte e magnésio, a variável espacial altitude, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas t e os valores de p. Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $D^2$  e  $D^2$  ajustado foram de 0,293 e 0,240, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável silte explicou 7,7% ( $R^2$  parcial = 0,077), o magnésio explicou 6,1% ( $R^2$  parcial = 0,061), e a altitude explicou 8,9% ( $R^2$  parcial = 0,089). .....40
- Tabela 8.** Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da área basal das espécies arbóreas por módulos .....40
- Tabela 9.** Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais sobre a área basal das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais do solo

areia, nitrogênio e silte, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas *t* e os valores de *p*. Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $R^2$  e  $R^2$  ajustado foram de 0,170 e 0,125, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável areia explicou 9,8% ( $R^2$  parcial = 0,098), o nitrogênio explicou 5,4% ( $R^2$  parcial = 0,054), e o silte explicou 7% ( $R^2$  parcial = 0,069) .....43

**Tabela 10.** Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da riqueza das espécies arbóreas por módulos.....44

**Tabela 11.** Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais sobre a riqueza das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais do solo areia e argila, as variáveis espaciais distância do rio e altitude, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas *t* e os valores de *p*. Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $R^2$  e  $R^2$  ajustado foram de 0,229 e 0,170, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável areia explicou 12% ( $R^2$  parcial = 0,116), a variável argila explicou 8,9% ( $R^2$  parcial = 0,089), a variável distância do rio explicou 9,2% ( $R^2$  parcial = 0,092) e a variável altitude explicou 19% ( $R^2$  parcial = 0,188) .....46

**Tabela 12.** Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da abundância das espécies arbóreas por módulos.....47

**Tabela 13.** Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais sobre a abundância de indivíduos das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais do solo argila e a variável espacial altitude, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas *t* e os valores de *p*. Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $R^2$  e  $R^2$  ajustado foram de 0,100 e 0,068, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável argila explicou 7,2% ( $R^2$  parcial = 0,072) e a variável altitude explicou 7% ( $R^2$  parcial = 0,070) .....49

**Tabela 14.** Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da fitossanidade das espécies arbóreas por módulos, considerando o número de árvores com fitossanidade boa ou ótima. ....50

**Tabela 15.** Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais do solo sobre a porcentagem de plantas saudáveis. A tabela apresenta as variáveis areia, silte, argila, soma das bases, fósforo e cálcio, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas *t* e os valores de *p*. Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $R^2$  e  $R^2$  ajustado foram de 0,359 e 0,286, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável areia explicou 8,4% ( $R^2$  parcial = 0,084), a variável silte explicou 13,3% ( $R^2$  parcial = 0,133) e a variável fósforo explicou 10,5% ( $R^2$  parcial = 0,105) .....52

**Tabela 16.** Relações de causa e efeito das variáveis ambientais do solo, incluindo areia, silte, argila, nitrogênio (N), fósforo (P) e magnésio (Mg), as variáveis espaciais como distância do rio e altitude sobre os parâmetros da estrutura da floresta como diâmetro a altura do peito, altura e área basal de árvores, e sobre a riqueza de espécies, a abundância (número de indivíduos) e a porcentagem de plantas saudáveis. A tabela apresenta os valores do  $D^2$  e  $R^2$  ajustados de cada modelo e os efeitos positivos (+) e negativos (-) de cada variável significativa dos modelos. ....53

## SUMÁRIO

|   |    |
|---|----|
| <b>1 INTRODUÇÃO</b> .....   | 14 |
| <b>2 REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....  | 17 |
| 2.1 Breve definição das Teorias e Hipóteses dos Padrões de Diversidade de Espécies .....  | 17 |
| 2.2 Papel da Distância Geográfica e dos Filtros Ambientais na Composição e Diversidade de Espécies.....                                     | 19 |
| <b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....  | 23 |
| 3.1 Base de Dados .....   | 23 |
| 3.2 Descrição da Área de Estudo.....  | 23 |
| 3.3 Descrição da Metodologia de Coleta de Dados .....   | 24 |
| 3.4 Procedimentos de Análise dos Dados Coletados.....   | 25 |
| <b>4. RESULTADOS</b> .....  | 27 |
| 4.1 Efeitos das distâncias geográficas sobre a composição de espécies .....   | 27 |
| 4.2 Caracterização Ambiental dos grupos de módulos formados .....   | 30 |
| 4.3 Efeitos dos filtros ambientais sobre a estrutura da floresta .....  | 34 |
| 4.4 Efeito dos filtros ambientais sobre a riqueza, abundância e fitossanidade.....  | 43 |
| 4.5 Síntese dos resultados .....  | 52 |
| 4.5.1 Objetivo 1: Composição de espécies em relação à distância geográfica e distância do rio .....   | 52 |
| 4.5.2 Objetivo 2: Descrição dos módulos em estudo .....   | 52 |
| 4.5.3 Objetivo 3: Efeito dos filtros ambientais e espaciais na estrutura da floresta, riqueza de espécies, abundância e fitossanidade ..... | 53 |
| <b>5. DISCUSSÃO</b> .....   | 53 |
| <b>6. CONCLUSÃO</b> .....   | 58 |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....  | 59 |
| <b>APÊNDICES</b> .....  | 67 |

## 1. INTRODUÇÃO

A Bacia Amazônica é a maior bacia hidrográfica do mundo, apresentando 25 mil quilômetros de rios navegáveis, os quais abrangem áreas de oito países da América do Sul: Brasil, Peru, Bolívia, Equador, Guiana, Colômbia, Venezuela, Suriname e o território da Guiana Francesa (Cardozo et al. 2023). No Brasil, a Amazônia estende-se por nove estados: Amazonas, Acre, Pará, Amapá, Roraima, Rondônia, Mato Grosso, Maranhão e Tocantins, abrangendo uma área de 5.015.068,18 km<sup>2</sup>, que corresponde a 58,9% do território brasileiro (IBGE 2021). O Maranhão é o município com maior número de municípios integrado à Amazônia Legal (IBGE 2021).

A Amazônia detém a maior floresta tropical úmida do planeta, que abriga a maior e mais complexa diversidade de espécies vegetais e animais, constituindo-se em um celeiro para a preservação e conservação através da bioprospecção (Galves et al. 2021). Considerando-se unicamente as espécies arbóreas, estimativas realizadas até o ano de 2015 indicaram a ocorrência de 11.676 espécies distribuídas em 1.225 gêneros e 140 famílias botânicas ao longo de toda extensão territorial ocupada pela Amazônia (Ter Steege et al. 2016). Estimativas recentes, realizadas a partir da *Amazonian Tree Diversity Network*, indicam a existência de aproximadamente 16.000 espécies arbóreas em toda a sua extensão (Ter Steege et al. 2019). Abrigando nos limites territoriais 67% das florestas tropicais do mundo, a floresta amazônica também apresenta vários tipos de fitofisionomias vegetais que variam de acordo com o clima, solo, relevo e regime hídrico. Entre essas fitofisionomias estão: Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Aberta, Floresta de Várzea, Floresta de Igapó, Campos de Várzea, Cerrado Amazônico e Floresta de Tabuleiro (IMAZON 2023).

O Synergize, projeto do Centro de Sínteses em Biodiversidade e Serviços Ecosistêmicos (SinBiose) criado em 2017 pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), que reúne uma das maiores bases de dados sobre o grau de integridade e ameaça às florestas, rios e igarapés para preencher lacunas em estudos sobre a biodiversidade amazônica, relatou que a amostragem da Amazônia brasileira está extremamente mal distribuída. Mais de um terço da região não tem qualquer sítio de estudo em um raio de 100 km, fato que aumenta consideravelmente o desconhecimento da ecologia de comunidades arbóreas da Amazônia e da população local, tornando a execução de projetos de pesquisa prioritária.

A enorme diversidade de espécies arbóreas da Amazônia é resultado de uma complexa teia de interações que envolve componentes ecossistêmicos abióticos, como condições locais de solo, clima e hidrologia, e fatores bióticos como interações entre espécies. Um estudo rea-

lizado na região do Escudo das Guianas apontou que fatores climáticos, como velocidade do vento e frequência de relâmpagos, podem influenciar a diversidade de grandes árvores (Lima et al. 2023). Outros estudos revelam que solos com alta fertilidade podem suportar alta diversidade filogenética de árvores na Amazônia (Villa et al. 2023). Além disso, condições climáticas e edáficas como drenagem do solo e precipitação também explicam a composição e diversidade de espécies arbóreas em florestas úmidas (Ben Saadi et al. 2022; Marca-Zevallos et al. 2022). Por outro lado, interações complexas entre espécies como predação e dispersão podem ser mais importantes em explicar a diversidade de espécies do que as condições ambientais (Paine 2007).

Muitas teorias e hipóteses têm sido formuladas pelos ecólogos para explicar a diversidade de espécies, dentre elas estão a Teoria do Nicho Ecológico (Hutchinson 1957; Hutchinson 1959) e a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell 2001). A Teoria do Nicho Ecológico apresenta nos seus pressupostos básicos que, em escalas menores, a diversidade de espécies varia em função dos requisitos ambientais das espécies ao longo de gradientes de altitude, tipos de solo, umidade, e também varia em consequência das interações com outras espécies, como por exemplo, interações competitivas por recursos disponíveis (Hutchinson 1957; Hutchinson 1959).

Em escalas menores, estudos conduzidos na Amazônia e em outros biomas apontam para variações na composição de espécies em função da altitude, com redução da diversidade em florestas localizadas em terrenos mais altos, em detrimento daquelas situadas em níveis mais baixos no relevo (Guitet 2018; Santos 2017). Com relação ao efeito da distância de rios, os estudos são escassos, mas aqueles existentes apontam para variações na diversidade, densidade e biomassa das espécies arbóreas em decorrência das diferentes distâncias em relação às margens dos rios (Campbell et al. 1986; Oliveira-Filho 1989; Ivanauskas et al. 2004; Guimarães et al. 2021). Tais variações são importantes ecologicamente, pois englobam estudos realizados em sistemas ecotonais constituídos pela transição entre rios e florestas, em diferentes biomas e em diferentes tipos fisionômicos de vegetação arbórea (Fritzsons et al. 2005; Tambosi et al. 2015; Seki et al. 2021).

Já em escalas maiores de paisagem, estudos indicam que a distância geográfica e as barreiras fluviais, como rios de médio e grande porte, exercem forte influência na riqueza, abundância e similaridade em espécies arbóreas (Ferreira et al. 2011; Matos et al. 2013; Tuomisto et al. 1995; Tuomisto et al. 2016). Quanto maior a distância ou barreira geográfica, menor é a similaridade (diversidade beta) em espécies arbóreas (Matos et al. 2013; Tuomisto et al. 2016). A redução da similaridade de espécies com a distância geográfica pode ser

explicada pela variabilidade ambiental que ocorre ao longo do espaço, entretanto, a redução na similaridade também pode ser explicada por fatores estocásticos atribuídos à Teoria Neutra, como limitação de dispersão (Nekola; Brown 2007; Duque et al. 2009).

Avaliar a influência de distâncias geográficas na riqueza, abundância, diversidade e similaridade de espécies arbóreas na Amazônia meridional é essencial como fundamentação para a tomada de decisão e para a conservação e sustentabilidade da região. Isso porque a Floresta Amazônica é a maior floresta tropical do planeta, e devido à sua vasta vegetação, contribui de forma indispensável para a manutenção e equilíbrio dos ciclos bioquímicos, ciclos hidrológicos, sequestro de carbono e mitigação dos impactos das mudanças climáticas em escala local, regional e mundial (Rosan et al. 2024; Gatti et al. 2021). Entretanto, o papel da Amazônia como sumidouro de carbono tem sido reduzido devido às atividades humanas, como extração de madeira, agricultura e alterações climáticas que impedem a floresta de sequestrar carbono de forma eficaz na biomassa acima e abaixo do solo (Gatti et al. 2021). Entre os anos de 2010 e 2020, toda a região da Amazônia liberou grande quantidade de carbono para a atmosfera devido às mudanças do uso da terra, desmatamento, degradação e eventos de seca ocasionados pelo El Niño (Rosan et al. 2024).

Apesar de sua importância ecológica, o bioma vem sofrendo tentativas de ocupação mal planejadas. Em 2021, a Amazônia foi acometida pelo maior desmatamento dos últimos 13 anos, com padrões de degradação próximos aos rios da floresta (Cabral et al. 2024). Além da perda da biodiversidade, pesquisas recentes apresentam perda econômica devido ao desmatamento e à extração seletiva de madeira, as quais acarretam a redução da riqueza de espécies arbóreas nativas com potencial socioeconômico. Estimativas apontam uma perda de até 17 bilhões de dólares para população e comunidades dependentes da floresta amazônica (Brandão et al. 2022).

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 Breve Definição das Teorias e Hipóteses dos Padrões de Diversidade de Espécies

Duas teorias e uma hipótese não excludentes são de fundamental importância para o entendimento da riqueza, abundância, distribuição e similaridade das espécies arbóreas em escala local e em escala de paisagem nas florestas tropicais: a Teoria do Nicho ou Teoria Multidimensional de Nicho, enunciada pelo ecólogo norte americano George Hutchinson (Hutchinson 1957), a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia formulada pelo ecólogo norte-americano Stephen Hubbell (Kneitel; Chase 2004; Hubbell 2001), e a Hipótese do Distúrbio Intermediário proposta pelo ecólogo norte americano Joseph Connell para comunidades de florestas tropicais e recifes de corais (Connell 1978). É importante salientar que outros pesquisadores surgiram anteriormente com a ideia de nicho, entre eles estão: o Joseph Grinnell, que formulou hipótese sobre a influência da competição e do ambiente, como clima, vegetação e disponibilidade de recursos na distribuição de pássaros (Grinnell 1917), e o Charles Elton, que propôs a importância do papel funcional dos organismos no ambiente (Elton 1927). Esses autores permitiram base para as formulações teóricas sobre nicho ecológico que surgiram posteriormente.

A Teoria Multidimensional de Nicho de Hutchinson (1957) lançou no contexto da Ecologia de Comunidades a questão central da sobreposição de nicho, ao postular que cada espécie ocupa um nicho ecológico único em um ecossistema, composto por fatores abióticos (como temperatura, umidade e nutrientes do solo) e bióticos (como predação de sementes pela fauna e competição por recursos entre espécies de plantas), o qual define a ideia de um conjunto de múltiplas dimensões. Isso ajuda a explicar como as espécies podem coexistir em um mesmo ambiente, sem competir por recursos limitados, pois cada espécie vegetal apresenta um nicho distinto. Em síntese, a Teoria Multidimensional de Nicho, ou mais adequadamente, a Teoria da Sobreposição de Nicho de Hutchinson, coloca em evidência como a pressão seletiva da competição por recursos diferencia as espécies na exploração dos recursos ambientais oferecidos pelo habitat e seleciona localmente espécies com nichos diferentes, o que contribuiria para sua distribuição e abundância na paisagem da floresta tropical (Mikkelsen 2005; Condit et al. 2006; Giacomini 2007).

A Teoria Neutra da Biodiversidade de Hubbell (2001), que teve como precursora a Teoria da Biogeografia de Ilhas de Robert MacArthur e Edward Wilson (Favretto 2017), representa um avanço na Ecologia de Comunidades e se baseia em processos de macro-escala espacial focando na dispersão, área de distribuição das espécies, especiação e extinção, ao

contrário da teoria de nicho que foca em processos em micro-escala espacial (Cassemiro; Pardial 2008). Ela questiona os pressupostos da Teoria do Nicho, ao assumir em seus modelos que todos os indivíduos de uma comunidade ecológica apresentam a mesma equivalência funcional. Esta Teoria também assume que a probabilidade de migrar, reproduzir e extinguir é igual para todos os indivíduos da comunidade, sendo a riqueza, abundância e similaridade das espécies um fenômeno ecológico atribuído a fatores estocásticos (aleatórios e não previsíveis), contingências pretéritas, eventos de dispersão e eventos de limitação à dispersão em escala de paisagem, e não à superioridade competitiva individual de uma espécie dessa comunidade (Hubbell 1979; Condit et al. 2002; Hubbell 2006; Matos et al. 2013). Em razão desses pressupostos, as comunidades mais próximas tendem a apresentar maior similaridade quando comparadas às comunidades mais distantes entre si (Matos et al. 2013). De forma geral, as florestas tropicais, como a Floresta Amazônica, são caracterizadas pela elevada diversidade e baixa similaridade em espécies em escala de paisagem, sendo que tal padrão é atribuído tanto aos fatores da Teoria de Nicho, que estão relacionados à heterogeneidade ambiental e complexidade estrutural da floresta, quanto aos fatores da Teoria Neutra associados às limitações de dispersão das espécies arbóreas (Ter Steege et al. 2000; Tuomisto et al. 2003).

Segundo Favretto (2017), embora a teoria neutra seja uma ferramenta útil no estudo de comunidades ecológicas, a sua maior limitação está relacionada à questão da equivalência ecológica das espécies. Isso se deve ao fato de que a teoria não considera adequadamente a importância de se valorizar a diversidade das espécies em um contexto de conservação e preservação mais amplo. O fato é que em comum, tanto a Teoria do Nicho como a Teoria Neutra abordam a riqueza, diversidade, abundância e similaridade como variáveis dependentes, seja de condições ambientais ou de distâncias espaciais. Apesar de divergirem quanto aos seus pressupostos, ambas as teorias não são excludentes e se complementam, sendo que uma aborda a riqueza, diversidade, abundância e similaridade em espécies como resultado das diferenças de nichos entre as espécies presentes no local, enquanto a outra pressupõe que a riqueza, diversidade, abundância e similaridade em espécies sofrem variação em nível de paisagem devido a eventos de dispersão, especiação e extinção estocástica (Hutchinson 1957; Hubbell 1979).

Entre os extremos da Teoria do Nicho e a Teoria Neutra, insere-se a Hipótese do Distúrbio Intermediário proposta pelo ecólogo norte americano Joseph H. Connell. Em seu artigo intitulado *Diversity in tropical rain forest and coral reefs – High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state* (Connell 1978), o autor destaca a

existência de várias hipóteses para explicar a grande variedade de espécies em florestas tropicais e reduz essas hipóteses em número de seis, colocando-as em duas categorias gerais: a primeira categoria envolve hipóteses que pressupõem que a composição de espécies nas comunidades ecológicas raramente está em um estado de equilíbrio (*Steady State*), sendo que a grande diversidade de espécies só pode ser mantida quando a composição de espécies está em constante mudança, resultando nos seguintes padrões: 1) a riqueza e diversidade em espécies tendem a ser maiores em situações onde as perturbações ambientais são intermediárias em escalas de frequência e intensidade (hipótese da perturbação intermediária), 2) as espécies têm a mesma capacidade de colonizar um ambiente, excluir competidores e resistir às condições adversas de ambientes não propícios à sobrevivência (hipótese da chance igual), e 3) alterações ambientais graduais que podem interferir na habilidade competitiva das espécies ocorrerem em uma taxa alta o suficiente para que o processo de exclusão competitiva seja raramente ou nunca concluído (hipótese da mudança gradual). Em florestas tropicais, por exemplo, árvores podem ser mortas ou quebradas por tempestades de ventos, deslizamento de terras, raios e pragas de insetos. Quando as árvores caem, abrem espaços para que sementes ou propágulos de outras espécies colonizem as novas áreas, aumentando a diversidade. Entretanto, se o distúrbio for frequente e intenso, novas colonizações serão impedidas nos locais abertos (Connell 1978).

Em síntese, a Hipótese do Distúrbio Intermediário prevê que as espécies coexistem no espaço e no tempo em um estado de equilíbrio interagindo entre si e com o ambiente, podendo tal equilíbrio sofrer alteração em decorrência de distúrbios. Se os distúrbios são frequentes e de alta intensidade, a diversidade em espécies tendem a diminuir. Por outro lado, se os distúrbios são raros ou de baixa intensidade, as interações competitivas podem contribuir para a redução na diversidade em espécies ao longo do tempo. Finalmente, se os distúrbios ocorrerem de forma moderada em escala de frequência e intensidade, a diversidade em espécies pode ser maior que nas situações anteriores.

## **2.2 Papel da Distância Geográfica e dos Filtros Ambientais na Composição e Diversidade de Espécies**

A diversidade e a distribuição de espécies dependem tanto de condições ambientais como de variações em grandes escalas geográficas (Ricklefs; He 2016). Condições ambientais, como distâncias em relação aos cursos d'água, desempenham um papel importante na formação da diversidade vegetal na Amazônia. Estudos mostram que a proximidade aos corpos d'água influencia a riqueza e a composição das espécies de plantas devido à maior dispo-

nibilidade de nutrientes nessas áreas (Silva et al. 2021). Considerando as mudanças climáticas, estudos sobre ambientes úmidos se tornam importantes na Amazônia devido aos modelos climáticos indicarem aumento da temperatura e redução da precipitação, os quais podem alterar o funcionamento do ecossistema, levando as espécies ao estresse hídrico. Esses modelos apontam mudanças no padrão de distribuição de plantas e na biodiversidade, reduzindo a produtividade da vegetação e a adaptação das espécies (Olivares et al. 2015).

Recentes estudos mostram que os padrões de biodiversidade são influenciados tanto por fatores regionais como por fatores locais, os quais explicam até 92% da variação global da riqueza de arbóreas (Ricklefs; He 2016). A riqueza de espécies responde às características climáticas locais e também aos padrões de dispersão e extinção que ocorrem em escalas regionais, com ambos os processos interagindo entre si (Ricklefs; He 2016). As distâncias geográficas e a geologia em ambientes de terra firme da Amazônia também influenciam na variação florística. Esses mecanismos se expressam por meio da dispersão estocástica das espécies influenciada pela distância geográfica entre habitats, e através da adaptação das espécies ao ambiente em escalas locais (Duque et al. 2009).

A presença da água nos ecossistemas da Amazônia é um preditor crucial da composição vegetal de espécies. As distâncias em relação às margens de rios e as distâncias verticais (profundidade de lençóis freáticos e das cotas de inundação) alteram a composição de diversas formas de vida, tais como arbustos, árvores, herbáceas, lianas e palmeiras (Schietti et al. 2014). Espécies que dependem de um gradiente de umidade podem ter a densidade populacional e a riqueza reduzida com a distância de rios, ou espécies aversas a umidade pode aumentar sua densidade populacional à medida que se distanciam dos rios. Portanto, a heterogeneidade ambiental no bioma da Amazônia influencia a diversidade de espécies e deve ser considerada como um importante preditor em estudos de biodiversidade (Paixão et al. 2013).

A distância geográfica influencia na similaridade e composição de espécies, a qual pode estar relacionada à dispersão das espécies entre as áreas do ecossistema ou às interações de competição entre espécies (Matos et al. 2013). De forma geral, a similaridade de espécies tende a reduzir à medida que ocorre o aumento da distância geográfica. Esse mecanismo pode ser apoiado pela redução do sucesso de dispersão de espécies com o aumento da distância (limitação de dispersão), fazendo com que áreas próximas apresentem maior similaridade na composição florística (Matos et al. 2013). Entretanto, os processos competitivos, com espécies mais competitivas prevalecendo em detrimento de outras, também podem levar à menor similaridade tanto em ambientes distantes como em ambientes próximos (Nekola; White 1999). Além da dispersão e dos processos competitivos, as características ambientais, como disponi-

bilidade de recursos e condições climáticas, variam entre as áreas, o que pode levar a variação na escala geográfica e a diferentes comunidades de espécies (Matos et al. 2013).

Além das distâncias geográficas e das características ecológicas influenciarem as comunidades vegetais, outros táxons como aves, peixes, morcegos, cupins, formigas e borboletas, também são afetados por padrões geográficos e por filtros ambientais (Dambros et al. 2020). Os impactos sobre os seres vivos são variados e dependem de diferentes escalas geográficas, pois cada táxon apresenta uma diferente adaptação.

Estudos recentes apontam que o suprimento de água na Amazônia e a precipitação afetam as condições locais topográficas e hidrológicas, e influenciam na diversidade, composição e densidade da madeira, indicando que locais bem drenados são importantes definidores dos padrões de distribuição da composição de espécies e do aumento da riqueza de arbóreas (Marca-Zevallos et al. 2022). As espécies do ecossistema amazônico podem responder de diferentes formas aos pulsos de inundações dos rios, com algumas espécies mais resistentes a um maior período de inundação e outras não apresentando respostas a esses períodos (Houssholder et al. 2021). Esses estudos mostram a importância de entender como as variações nas distâncias em relação aos corpos d'água afetam a distribuição das espécies e a diversidade, e também entender o impacto da redução da umidade nas florestas da Amazônia em decorrência do aumento das temperaturas e das mudanças climáticas. As alterações climáticas também podem contribuir para o estresse hídrico nas regiões da Amazônia, impactando na conservação da biodiversidade e na produtividade florestal (Durgante et al. 2023).

Atuando conjuntamente com os padrões geográficos, os recursos disponíveis no solo são essenciais para produtividade das florestas tropicais. Elementos químicos como fósforo e zinco influenciam o crescimento florestal e podem limitar a produtividade primária líquida. O baixo teor de fósforo em solos da Amazônia pode restringir a produtividade e crescimento das raízes e das copas e, conseqüentemente, reduzir a resposta da floresta ao aumento de CO<sub>2</sub> e a resiliência climática (Cunha et al. 2022). A associação da seca com a fertilidade do solo na Amazônia ainda é pobremente estudada. Uma pesquisa realizada em 2023, relatou um efeito negativo da seca no crescimento de uma espécie dominante arbórea e esse efeito foi fortemente dependente das condições de fertilidade do solo (Durgante et al. 2023). Considerando isso, é importante compreender a dinâmica de macronutrientes ou micronutrientes, identificando quais elementos essenciais, e acompanhar o crescimento arbóreo em diferentes áreas do bioma amazônico (Assis et al. 2022).

A presença de árvores no ecossistema altera a ciclagem de nutrientes por meio da decomposição de raízes, troncos e folhas, além da liberação de nutrientes essenciais. Na Ama-

zônia foi constatado que diversas espécies de árvores têm efeitos sobre a abundância da macrofauna, como insetos e outros invertebrados, que são responsáveis pela decomposição da matéria orgânica, aumentando a fertilidade e aeração do solo (Álvarez et al. 2021). Outro efeito da vegetação arbórea inclui alterações na estrutura física do solo, auxiliando na retenção de água e porosidade pelas raízes, tornando o ambiente adequado para o crescimento da vegetação (Álvarez et al. 2021). Além de variáveis do solo, outras características ambientais como altitude e estágio sucessional influenciam nas características da vegetação, incluindo área basal, proporção de árvores grandes e proporção de árvores pequenas (Caron et al. 2021).

De forma geral, a riqueza, diversidade e densidade de espécies da flora amazônica são influenciadas por interações solo-floresta, condições hídricas, temperatura e variações geográficas. O conjunto de diversos fatores ecológicos ao longo de um gradiente ambiental na Amazônia atuam simultaneamente e definem os tipos de vegetação e adaptações evolutivas (ter Steege et al. 2023). Essas pesquisas são capazes de explicar modelos e relatar a influência de fatores determinantes nos padrões de diversidade e distribuição das espécies em grandes escalas espaciais, ajudando a identificar áreas prioritárias para conservação e auxiliando no manejo de espécies ou nos projetos de restauração ecológica.

Diante do exposto, nós questionamos 1) como a distância geográfica e a distância em relação ao rio influenciam na composição de espécies? 2) quais são as características ambientais (variáveis abióticas como pH, textura do solo e nutrientes do solo) e espaciais (altitude e distância em relação ao rio) de cada área estudada? 3) como as variáveis ambientais e espaciais afetam a estrutura da floresta, diversidade e fitossanidade? Nós hipotetizamos que 1) o aumento da distância geográfica e da distância em relação ao rio levarão a maior dissimilaridade de espécies devido à maior variabilidade ambiental entre as áreas estudadas; 2) diferentes áreas de estudo apresentarão diferenças nas condições ambientais e espaciais, com áreas de estudo mais próximas apresentando maior semelhança ambiental; 3) diferenças climáticas, edáficas (como fertilidade), e as variações de altitude afetarão a estrutura da floresta e a diversidade de espécies. Considerando nossas perguntas e hipóteses, a pesquisa teve como objetivos: 1) avaliar a influência das distâncias geográficas e das distâncias em relação ao rio na composição e similaridade de espécies arbóreas; 2) descrever os módulos de estudos e avaliando os filtros ambientais e espaciais; 3) avaliar os efeitos dos filtros ambientais e espaciais na estrutura da floresta, incluindo diâmetro a altura do peito, altura e área basal de árvores, além da riqueza de espécies e abundância de indivíduos arbóreos; e avaliar o efeito dos filtros ambientais e espaciais na fitossanidade (porcentagens de indivíduos saudáveis) da vegetação. Os resultados permitirão contribuir na ampliação do conhecimento da vegetação arbórea da

Floresta Amazônica, de forma a serem utilizados para fins de conservação e preservação do bioma.

### **3 MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Base de Dados**

A base de dados utilizada no presente trabalho é proveniente do Programa de Monitoramento da Flora, sistema RAPELD, biênio 2015-2017, no âmbito do licenciamento ambiental da Usina Hidrelétrica São Manoel, bacia do rio Teles Pires, divisa dos estados de Mato Grosso e Pará. O RAPELD integra o sistema PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) baseado no componente RAP que inclui inventários rápidos para avaliação de dados bióticos e abióticos na Amazônia.

#### **3.2 Descrição da Área de Estudo**

A bacia do rio Teles Pires abrange 35 municípios, sendo 2 situados no Estado do Pará e 33 no Estado do Mato Grosso. O rio Teles Pires é o divisor territorial dos estados de Mato Grosso e do Pará no trecho compreendido entre a sua foz, no rio Tapajós, até a foz do rio Paranaíta, um dos seus afluentes pela margem esquerda. A partir deste ponto, até sua nascente, o rio encontra-se inserido no Estado de Mato Grosso. A sua extensão total é de 1.482,00 km, nascendo nas serras Azul e do Finca Faca, a uma altitude média de 800 m, e desenvolve-se no sentido SE-NW até a confluência com o rio Tapajós, a uma altitude aproximada de 95 m.

A Usina Hidrelétrica São Manoel está localizada na bacia do rio Teles Pires na divisa dos estados do Mato Grosso e do Pará. A represa da usina ocupa uma área aproximada de 64 km<sup>2</sup> (6.400 hectares), atingindo terras dos municípios de Paranaíta, estado do Mato Grosso e Jacareacanga, estado do Pará. (EPE/LEME-CONCREMAT 2011). De acordo com IBGE (2012), são encontrados dois tipos fisionômicos de vegetação na futura Área de Preservação Permanente, sendo elas Floresta Ombrófila Densa Aluvial e Floresta Ombrófila Densa Submontana.

De acordo com a classificação de Köppen, O clima da região é do tipo CwA, subtropical úmido (Climate Data Org 2018) geralmente marcado por duas estações distintas: inverno seco que vai de junho a outubro e verão chuvoso que vai de novembro a maio. A precipitação média anual é de 2.034 mm com temperatura média anual de 24°C (Souza et al. 2013).

### 3.3 Descrição da Metodologia de Coleta de Dados

A metodologia de coleta de dados seguiu a estrutura RAPELD, a qual pode ser utilizada tanto para inventários rápidos (RAP), como para inventários de longa duração (PELD) (Magnusson et al. 2005).

Para a coleta de dados das espécies arbóreas, inicialmente foram instalados nas áreas amostradas transectos lineares de 500 metros de comprimento cada, dispostos transversalmente em relação à margem do rio Teles Pires, de modo a facilitar o acesso das equipes de campo à área de amostragem. Ao longo de cada transecto foram estabelecidas 10 parcelas amostrais de 50 x 40 metros (2.000 m<sup>2</sup>), sendo cinco parcelas alocadas no lado direito do transecto e cinco parcelas alocadas no lado esquerdo do transecto, respeitando a distância de 100 metros entre as parcelas em cada lado do transecto, e tomando-se o cuidado para que o primeiro par de parcelas estivesse alocado transversalmente próximo à margem do rio Teles Pires e o quinto e último par de parcelas, estivesse alocado a 500 metros de distância em relação ao primeiro par de parcelas. Cada conjunto de parcelas assim estabelecido em campo, foi denominado “módulo amostral”. No total, foram estabelecidos seis módulos amostrais nas margens esquerda e direita do rio Teles Pires, com 30 parcelas em cada margem, totalizando 60 parcelas (Tabela 1, Figura 1).

As 60 parcelas permanentes foram distribuídas nos seis módulos amostrais dispostos no sentido transversal à margem do rio Teles Pires, estando três módulos situados em cada margem. Os módulos amostrais foram numerados de forma sequencial:

a) três módulos ímpares (1, 3 e 5) localizados na margem direita do rio Teles Pires (estado de Mato Grosso).

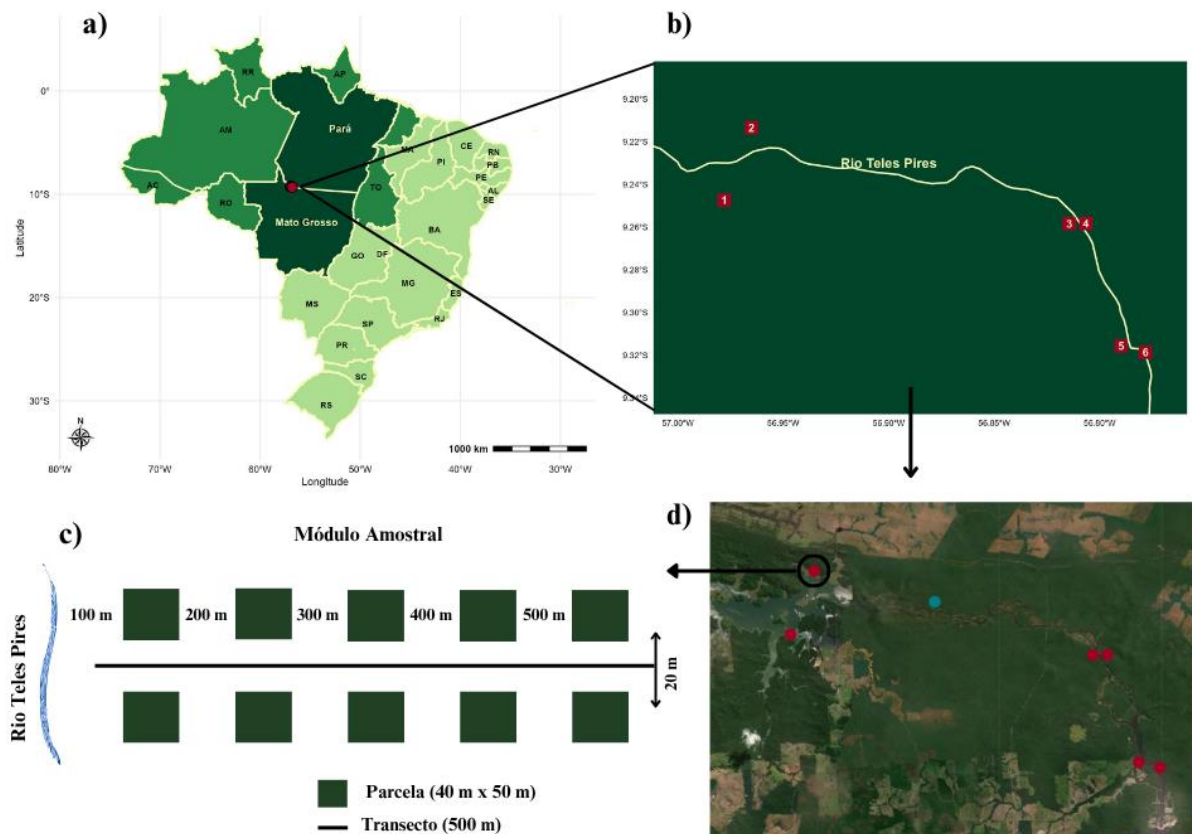
b) três módulos pares (2, 4 e 6) localizados na margem esquerda do rio Teles Pires (estado do Pará).

Tabela 1. Coordenadas geográficas UTM dos módulos amostrais estabelecidos às margens do rio Teles Pires, para a realização do inventário RAPELD.

| Módulos | Coordenada UTM<br>(0m) |         | Coordenada UTM<br>(500m) |         |
|---------|------------------------|---------|--------------------------|---------|
| 1       | 502422                 | 8977797 | 502408                   | 8977296 |
| 2       | 503836                 | 8981544 | 503893                   | 8981831 |
| 3       | 520384                 | 8976574 | 520008                   | 8976453 |
| 4       | 521249                 | 8976582 | 521551                   | 8976841 |

|   |        |         |        |         |
|---|--------|---------|--------|---------|
| 5 | 523081 | 8970245 | 522693 | 8970192 |
| 6 | 524351 | 8969924 | 524742 | 8970000 |

Figura 1. Localização da área estudada entre os estados do Pará e Mato Grosso (a) e disposição geográfica dos seis módulos (b) representados pelos pontos vermelhos e das parcelas amostrais estabelecidas ao longo do Rio Teles Pires representado por uma coordenada do ponto em azul no mapa de satélite (c). O esquema da imagem à esquerda representa cada módulo amostral, indicando as distâncias entre as parcelas e distância das parcelas em relação ao transecto (d).



### 3.4 Procedimentos de Análise dos Dados Coletados

As estimativas de riqueza, diversidade e similaridade em espécies na área estudada foram realizadas a partir do número de espécies e abundância relativa de cada espécie. O número de espécies presente em cada parcela permitiu a elaboração de matrizes de presença-ausência, as quais serviram de base para as estimativas de riqueza em espécies. Das 60 parcelas do estudo, apenas 59 parcelas foram utilizadas para as análises de dados, devido à ausência de algumas informações na parcela de número 60.

Para avaliar como a distância geográfica e a distância em relação ao rio influenciaram na composição de espécies, foi utilizada a análise Non-Metric Multidimensional Scaling (Es-

calonamento Multidimensional Não-Métrico – NMDS) usando como parâmetro o coeficiente de similaridade de Bray-Curtis. Posteriormente, foram aplicados os testes de ANOSIM para verificar as diferenças de composições entre os grupos de módulos e grupos de distância do rio, e o teste de PERMANOVA para verificar a significância das diferenças entre os módulos de distâncias geográficas e de distância do rio. O pacote usado para essas análises foi o *vegan* (Oksanen et al. 2022). Para gerar os gráficos, foi utilizado o pacote *ggplot2* (Wickham 2016).

Para descrever as variáveis ambientais dos módulos estudados, foram calculados a média, mediana, desvio padrão e erro padrão de cada variável e cada módulo amostral. Para verificar as diferenças ambientais de pH, areia, silte, argila, soma das bases trocáveis, nitrogênio, fósforo, cálcio, magnésio e altitude entre os módulos, foram aplicadas análises de Kruskal-Wallis para cada uma dessas variáveis abióticas. Após verificar a significância dos testes de Kruskal-Wallis, foram feitas comparações par a par por meio do teste de Wilcox, de forma a verificar diferenças nas variáveis ambientais entre os grupos de módulos.

Para avaliar como as variáveis ambientais do solo e espaciais afetam a estrutura da floresta, a diversidade (riqueza de espécies e abundância) e a fitossanidade foi utilizada a análise Generalized Linear Model (Modelo Linear Generalizado – GLM) para gerar diferentes modelos de relações entre as variáveis. Antes de realizar as análises GLMs, foram feitos diagnósticos básicos e avançados dos resíduos dos modelos para a dispersão e a inflação de zeros presentes nos dados. As multicolinearidades das variáveis independentes dos modelos foram verificadas através do cálculo do Fator de Inflação da Variância (VIF) para evitar problemas na interpretação dos modelos de regressão (Fox; Weisberg 2019). As variáveis independentes que apresentaram valores de VIF maior que 5 foram excluídas dos modelos. Também, foram feitas seleções dos melhores modelos de acordo com o menor valor do Akaike Information Criterion (AIC) e de acordo com as variáveis ambientais e espaciais significativas para cada modelo. Após isso, foram calculados os  $R^2$  e  $D^2$  (pseudo- $R^2$ ) ajustados à quantidade de variáveis presentes nos modelos para os dados da estrutura de floresta. O  $R^2$  e o  $R^2$  de Nagelkerke ajustados foram calculados para os dados de contagem, riqueza e abundância, e para números de plantas com fitossanidade boa ou ótima.

O pacote utilizado para os diagnósticos dos dados, como análises dos resíduos, da dispersão e da inflação de zeros, foi o *DHARMA* (Hartig 2022) e o *car* (Fox; Weisberg 2019). Para seleção dos modelos foi utilizado o pacote *MASS* (Venables and Ripley 2002). Para cálculo do  $D^2$  foi utilizado o pacote *modEVA* (Barbosa et al. 2013) e para calcular o  $R^2$  de Nagelkerke foi utilizado o pacote *rsq* (Zhang 2022). Todos os gráficos foram feitos com o pacote *ggplot2* (Wickham 2016) e *gridExtra* (Auguie 2017). Os pacotes *tidyverse* (Wickham et al.

2019) e *visdat* (Tierney 2017) foram usados para organização e visualização dos dados antes de realizar as análises estatísticas. Todas as análises foram conduzidas utilizando o software R versão 4.5.0 (R Core Team 2025).

## 4 RESULTADOS

De forma a avaliar a diversidade geral da área de estudo, nós encontramos uma riqueza total de 356 espécies, com o maior número de espécies encontrado nos módulos 2 (251) e 3 (170), seguido dos módulos 4 (161) e 5 (138). O menor número de espécies foi encontrado no módulo 6 (136). A abundância total foi de 4340 indivíduos, com a maior quantidade de indivíduos encontrada nos módulos 4 (877) e 2 (823), seguida dos módulos 3 (783) e 5 (700). A menor quantidade de indivíduos foi encontrada nos módulos 1 (508) e 6 (649).

Houve 49 famílias encontradas em toda área de estudo. As famílias com maior número de indivíduos foram a Burseraceae, Fabaceae, Moraceae, Malvaceae, Euphorbiaceae e Sapotaceae. As famílias com menos indivíduos foram Caricaceae, Erythroxylaceae, Myrtaceae e Olacaceae, com apenas um indivíduo por família. Os módulos 3 e 4 apresentaram o menor número de famílias, ambos com 33 famílias, e os módulos 2 e 5 apresentaram o maior número de famílias, ambos com 40, os módulos 1 e 6 apresentaram 36 e 39 famílias, respectivamente.

### 4.1 Efeitos das distâncias geográficas sobre a composição de espécies

As composições de espécies arbóreas estão representadas na figura 2 com sobreposição entre os módulos 1 e 2, indicando que esses módulos apresentam composições de espécies similares entre si. Da mesma forma, as composições de espécies dos módulos 3 e 4, e as composições de espécies dos módulos 5 e 6 também foram similares entre si. Esses padrões podem estar associados às distâncias geográficas, pois módulos mais próximos apresentaram maior similaridade (Figura 1; Figura 2). Ocorreu, portanto, a formação de três diferentes grupos de módulos (Apêndice 1). A maior dissimilaridade ocorreu entre o conjunto formado pelos módulos 1 e 2 e o formado pelos módulos 3 e 4 (Figura 2; Tabela 2). O valor do  $R^2$  foi de 0,459, indicando que a NMDS explicou 46% da variação dos dados da composição de espécies. É importante ressaltar que mesmo os módulos mais próximos apresentaram pequenas diferenças na composição de espécies.

A variação explicada de 46% nos nossos resultados mostra que a distância geográfica apresentou uma relação significativa com a distribuição e com a composição de espécies, onde os módulos mais próximos apresentaram maior similaridade florística. Entretanto, distân-

cias geográficas em relação ao rio não foram importantes para similaridade, pois tanto parcelas distantes quanto próximas ao rio apresentaram composições semelhantes de espécies (Figura 3). Esperava-se que o aumento da distância do rio afetaria a composição de espécies devido às mudanças ambientais, como menor umidade em parcelas mais distantes do rio. Entretanto, o distanciamento do rio, variando de 100 a 500 metros, não afetou a composição de espécies (Figura 3; Tabela 2; Apêndice 2).

Figura 2. Composição de espécies em relação aos grupos de módulos do experimento usando o Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS). Os números indicados nos grupos representam as parcelas do experimento. O valor do stress da análise NMDS com distância de dissimilaridade de Bray-Curtis foi de 0,233.

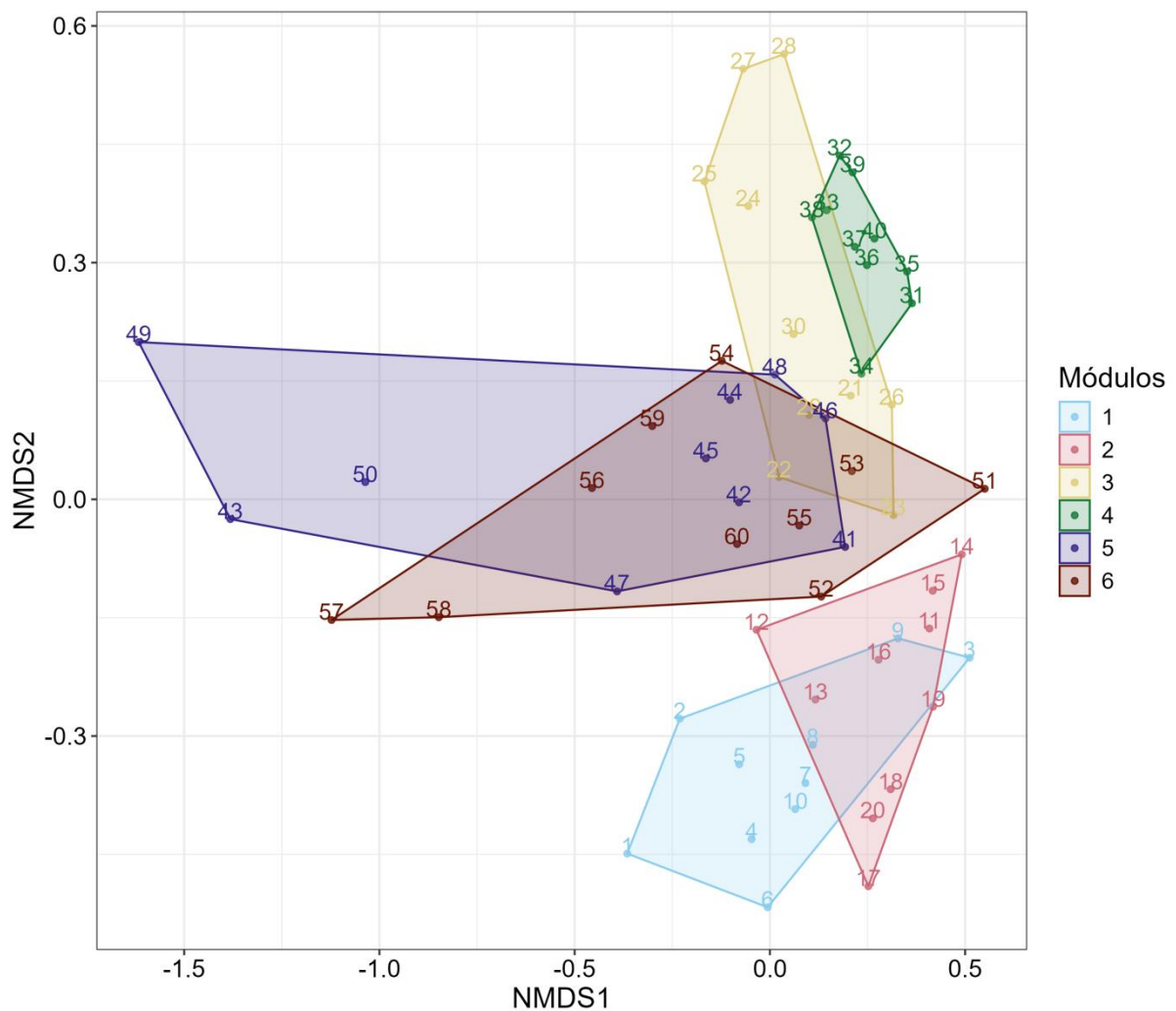


Figura 3. Composição de espécies em relação aos grupos de distância do rio usando o Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS). Os números indicados nos grupos representam as parcelas do experimento. O valor do stress da análise NMDS com distância de dissimilaridade de Bray-Curtis foi de 0,233.

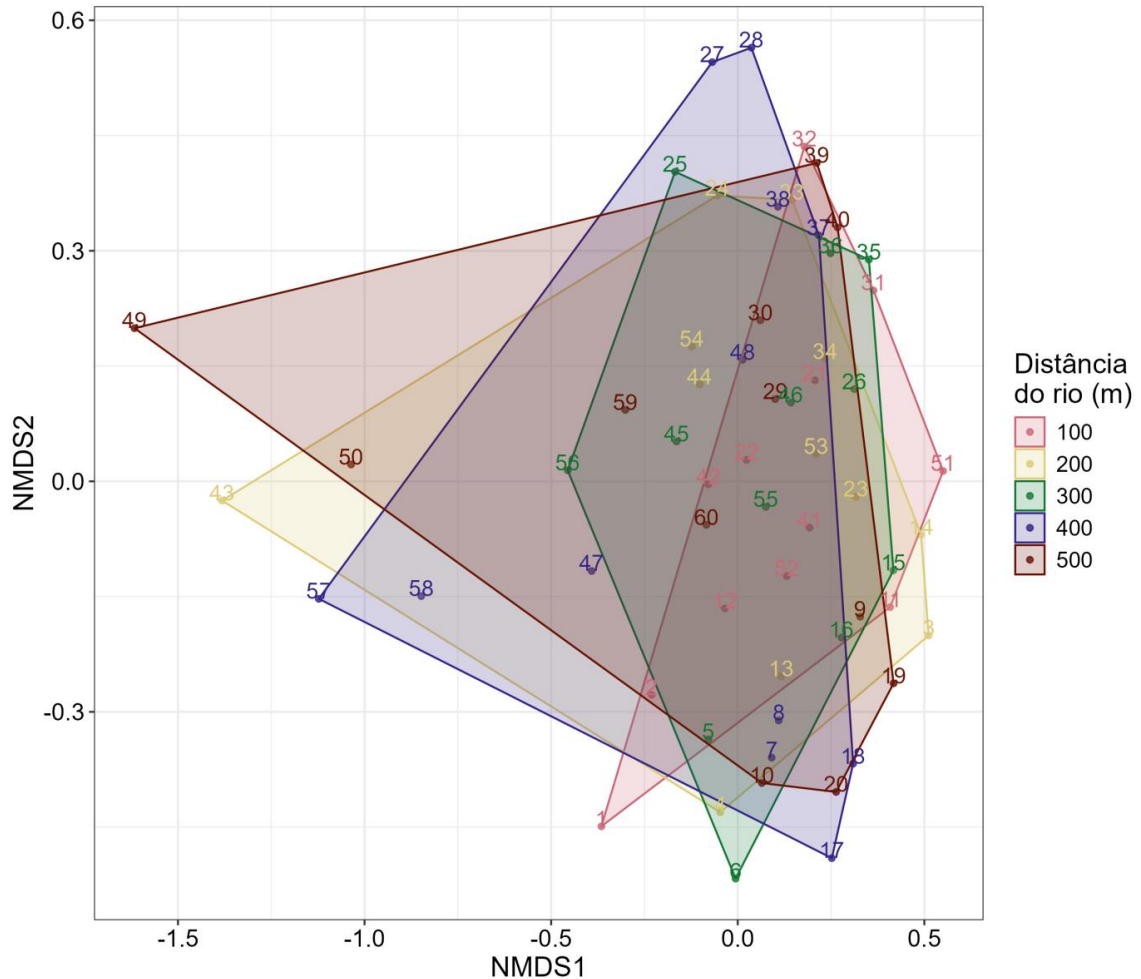


Tabela 2. Teste PERMANOVA da análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) para verificar a diferença entre os grupos de módulos e entre os grupos de distância do rio para composição de espécies arbóreas. Na tabela estão representadas as duas variáveis do modelo, os graus de liberdade (gl), as somas dos quadrados (SQ), os valores do  $R^2$ , os valores de  $F$  e os valores de  $p$ . Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito.

| Variável         | gl | SQ     | $R^2$ | $F$   | $p$          |
|------------------|----|--------|-------|-------|--------------|
| Módulos          | 5  | 5,480  | 0,459 | 9,396 | <b>0,001</b> |
| Distância do rio | 4  | 0,621  | 0,052 | 1,330 | 0,069        |
| Residual         | 50 | 5,832  | 0,489 | —     | —            |
| Total            | 59 | 11,933 | 1,000 | —     | —            |

## 4.2 Caracterização ambiental dos grupos de módulos formados

De acordo com as análises da PERMANOVA e ANOSIM, e o gráfico da NMDS, houve a formação de três grupos de composições de espécies, sendo eles o grupo 1 (módulos 1 e 2), o grupo 2 (módulos 3 e 4) e o grupo 3 (módulos 5 e 6). Para entender a formação desses 3 grupos de composições de espécies, foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis para verificar se houve diferenças ambientais entre os grupos de módulos. O teste mostrou que não houve diferença entre os grupos para o pH ( $H = 4,48$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0,10$ ), a soma das bases ( $H = 4,25$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0,12$ ) e o magnésio ( $H = 3,43$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0,18$ ). As variáveis ambientais que apresentaram diferenças significativas entre os grupos foram areia ( $H = 35,5$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0,01$ ), argila ( $H = 27,4$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0,01$ ), silte ( $H = 38,8$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0,01$ ), nitrogênio ( $H = 14,8$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0,01$ ), fósforo ( $H = 17$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0,01$ ), cálcio ( $H = 12,3$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0,01$ ) e altitude ( $H = 14,7$ ,  $gl = 2$ ,  $p < 0,01$ ).

Quanto a textura do solo, a quantidade média de areia foi maior nas parcelas do grupo 2 e menor nas parcelas do grupo 1, a quantidade média de argila foi maior nas parcelas do grupo 1 e menor nas parcelas do grupo 3, e a quantidade média de silte foi maior nas parcelas do grupo 1 e bem menor nas parcelas do grupo 2. Quanto aos nutrientes do solo, a quantidade média de nitrogênio foi maior nas parcelas do grupo 1 e menor nas parcelas do grupo 2, a quantidade média de fósforo foi maior no grupo 2 e menor no grupo 3, a quantidade média de cálcio foi maior no grupo 3 e menor no grupo 2. As altitudes médias foram maiores nas parcelas do grupo 2 e menor nas parcelas do grupo 3 (Figura 4; Tabela 3). Sendo assim, houve diferenças entre os grupos de módulos para a maior parte das variáveis abióticas, podendo isso estar associado às diferenças nas composições de espécies e à formação dos três grupos.

Figura 4. Gráfico dos valores de média das variáveis abióticas com erros padrão para cada grupo de módulos, sendo eles o grupo 1 (módulos 1 e 2), o grupo 2 (módulos 3 e 4) e o grupo 3 (módulos 5 e 6). Letras associadas aos grupos representam as diferenças ou semelhanças significativas entre eles. Letras iguais representam grupos iguais e letras diferentes representam grupos diferentes.

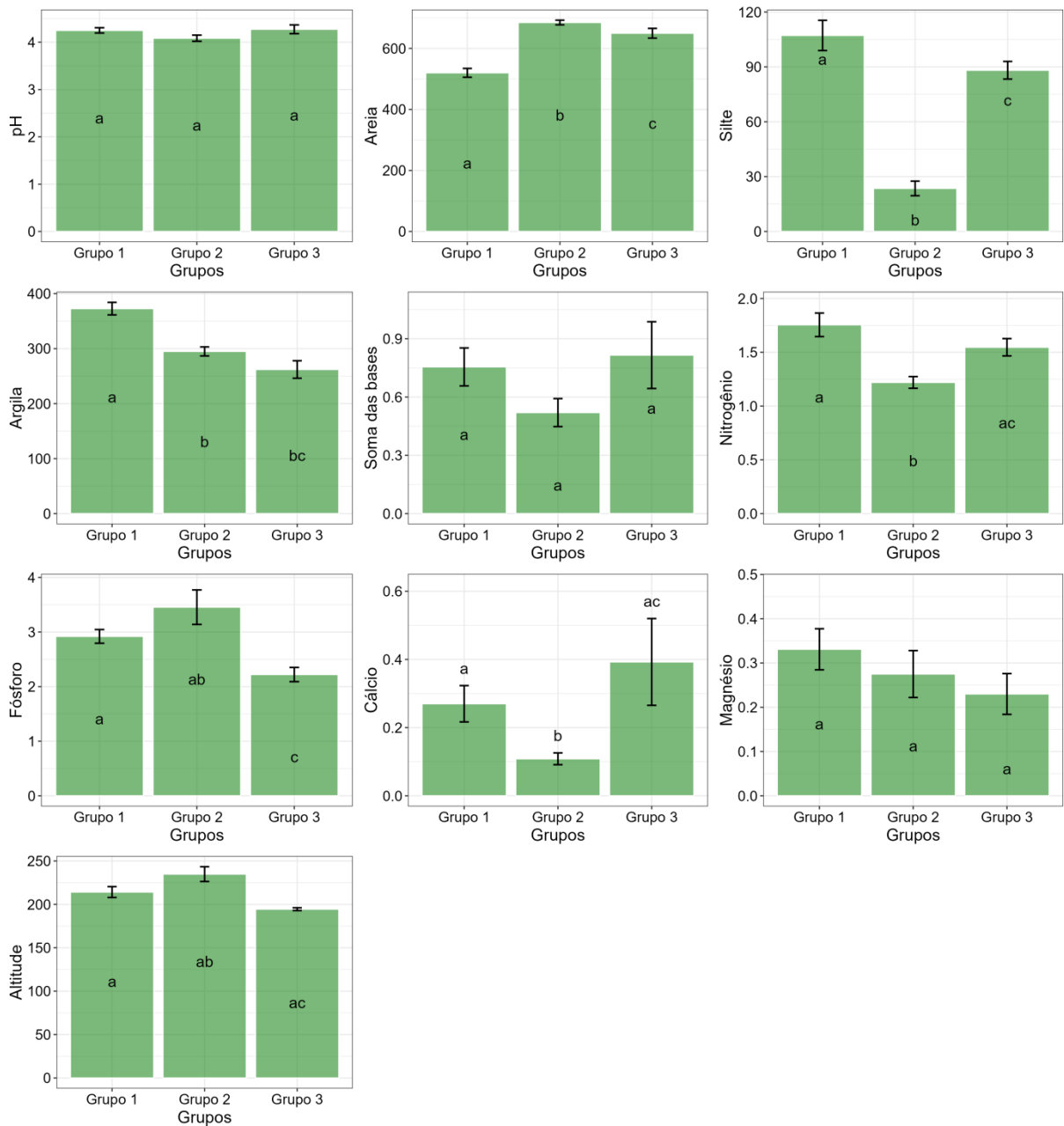


Tabela 3. Descrição das variáveis abióticas por grupos. A tabela apresenta os valores de média, mediana, desvios padrão, número amostral e erro padrão dos grupos, sendo eles o grupo 1 (módulos 1 e 2), o grupo 2 (módulos 3 e 4) e o grupo 3 (módulos 5 e 6). Letras associadas aos grupos representam as diferenças ou semelhanças significativas entre eles. Letras iguais representam grupos iguais e letras diferentes representam grupos diferentes.

| <b>pH</b>     |              |                |                      |                 |                    |
|---------------|--------------|----------------|----------------------|-----------------|--------------------|
| <b>Grupos</b> | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a      | 4,25         | 4,2            | 0,25                 | 20              | 0,06               |
| Grupo 2a      | 4,08         | 4              | 0,29                 | 20              | 0,07               |
| Grupo 3a      | 4,27         | 4,1            | 0,41                 | 19              | 0,09               |
| <b>Areia</b>  |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b> | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a      | 520,05       | 519            | 64,42                | 20              | 14,4               |
| Grupo 2b      | 685          | 680            | 34,03                | 20              | 7,61               |
| Grupo 3c      | 649,74       | 655            | 69,51                | 19              | 15,95              |
| <b>Silte</b>  |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b> | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a      | 107,2        | 111,5          | 36,95                | 20              | 8,26               |
| Grupo 2b      | 23,55        | 25             | 17,87                | 20              | 4                  |
| Grupo 3c      | 88,16        | 100            | 21,03                | 19              | 4,82               |
| <b>Argila</b> |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b> | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a      | 372,75       | 374            | 50,96                | 20              | 11,4               |

| <b>Grupos</b>         | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
|-----------------------|--------------|----------------|----------------------|-----------------|--------------------|
| Grupo 2b              | 294,95       | 295            | 36,82                | 20              | 8,23               |
| Grupo 3bc             | 262,11       | 245            | 69,25                | 19              | 15,89              |
| <b>Soma das bases</b> |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b>         | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a              | 0,76         | 0,6            | 0,44                 | 20              | 0,1                |
| Grupo 2a              | 0,52         | 0,45           | 0,32                 | 20              | 0,07               |
| Grupo 3a              | 0,82         | 0,6            | 0,75                 | 19              | 0,17               |
| <b>Nitrogênio</b>     |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b>         | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a              | 1,76         | 1,77           | 0,49                 | 20              | 0,11               |
| Grupo 2b              | 1,22         | 1,23           | 0,24                 | 20              | 0,05               |
| Grupo 3ac             | 1,55         | 1,48           | 0,35                 | 19              | 0,08               |
| <b>Fósforo</b>        |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b>         | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a              | 2,92         | 2,85           | 0,56                 | 20              | 0,13               |
| Grupo 2ab             | 3,46         | 3,1            | 1,41                 | 20              | 0,32               |
| Grupo 3c              | 2,22         | 2,2            | 0,57                 | 19              | 0,13               |
| <b>Cálcio</b>         |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b>         | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a              | 0,27         | 0,2            | 0,24                 | 20              | 0,05               |
| Grupo 2b              | 0,11         | 0,08           | 0,08                 | 20              | 0,02               |

| <b>Grupos</b>   | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
|-----------------|--------------|----------------|----------------------|-----------------|--------------------|
| Grupo 3ac       | 0,39         | 0,2            | 0,55                 | 19              | 0,13               |
| <b>Magnésio</b> |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b>   | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a        | 0,33         | 0,27           | 0,21                 | 20              | 0,05               |
| Grupo 2a        | 0,27         | 0,23           | 0,24                 | 20              | 0,05               |
| Grupo 3a        | 0,23         | 0,19           | 0,2                  | 19              | 0,05               |
| <b>Altitude</b> |              |                |                      |                 |                    |
| <b>Grupos</b>   | <b>Média</b> | <b>Mediana</b> | <b>Desvio padrão</b> | <b>Amostras</b> | <b>Erro padrão</b> |
| Grupo 1a        | 214,2        | 213,5          | 27,95                | 20              | 6,25               |
| Grupo 2ab       | 234,85       | 220            | 38,15                | 20              | 8,53               |
| Grupo 3ac       | 194,47       | 194            | 7                    | 19              | 1,61               |

### 4.3 Efeitos dos filtros ambientais sobre a estrutura da floresta

#### *Diâmetro a altura do peito*

O diâmetro a altura do peito das espécies arbóreas foi maior nas parcelas dos grupos 1 e 3 (módulos 1, 5 e 6) e menor no grupo 2 (módulos 3 e 4) (Tabela 4). A quantidade de argila e silte também foi encontrada no grupo de módulos 1 e 3. Da mesma forma, ocorreu maior quantidade de nitrogênio e cálcio nas parcelas dos grupos de módulos 1 e 3, respectivamente (Tabela 3), o que poderia explicar a associação com maior diâmetro a altura do peito. Entretanto, ocorreu maior quantidade de fósforo no grupo 2, onde houve a presença de árvores com menores diâmetros, indicando que esse nutriente pode afetar negativamente o diâmetro das árvores.

Tabela 4. Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão do diâmetro a altura do peito das espécies arbóreas por módulos.

| Módulos | Média | Mediana | Amostras | Desvio padrão | Erro padrão |
|---------|-------|---------|----------|---------------|-------------|
| M1      | 22,9  | 16,93   | 485      | 15,42         | 0,7         |
| M2      | 21,46 | 17,28   | 803      | 13,05         | 0,46        |
| M3      | 20,61 | 15,71   | 766      | 13,33         | 0,48        |
| M4      | 17,46 | 14,8    | 849      | 8,02          | 0,28        |
| M5      | 22,27 | 16,97   | 685      | 14,18         | 0,54        |
| M6      | 22,4  | 17,98   | 642      | 14,06         | 0,55        |

Considerando os modelos GLM para todas as árvores das parcelas, o diâmetro a altura do peito das árvores foi afetado positivamente pelo nitrogênio e magnésio, e negativamente afetado pela quantidade de fósforo (Figura 5; Tabela 5). Como observado no gráfico, a presença de um valor outlier indicando maior quantidade de fósforo e menores diâmetros de árvores, pode ter influenciado no efeito negativo. Os valores do  $D^2$  de 0,258 indicaram uma porcentagem de 26% da variação dos dados explicada pelos modelos em relação à média do diâmetro a altura do peito.

Figura 5. Efeito do nitrogênio, do fósforo e do magnésio presentes no solo sobre as medidas de diâmetro a altura do peito das espécies arbóreas. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Diâmetro  $\sim$  N + P + Mg, família = gaussiana (link = identity).

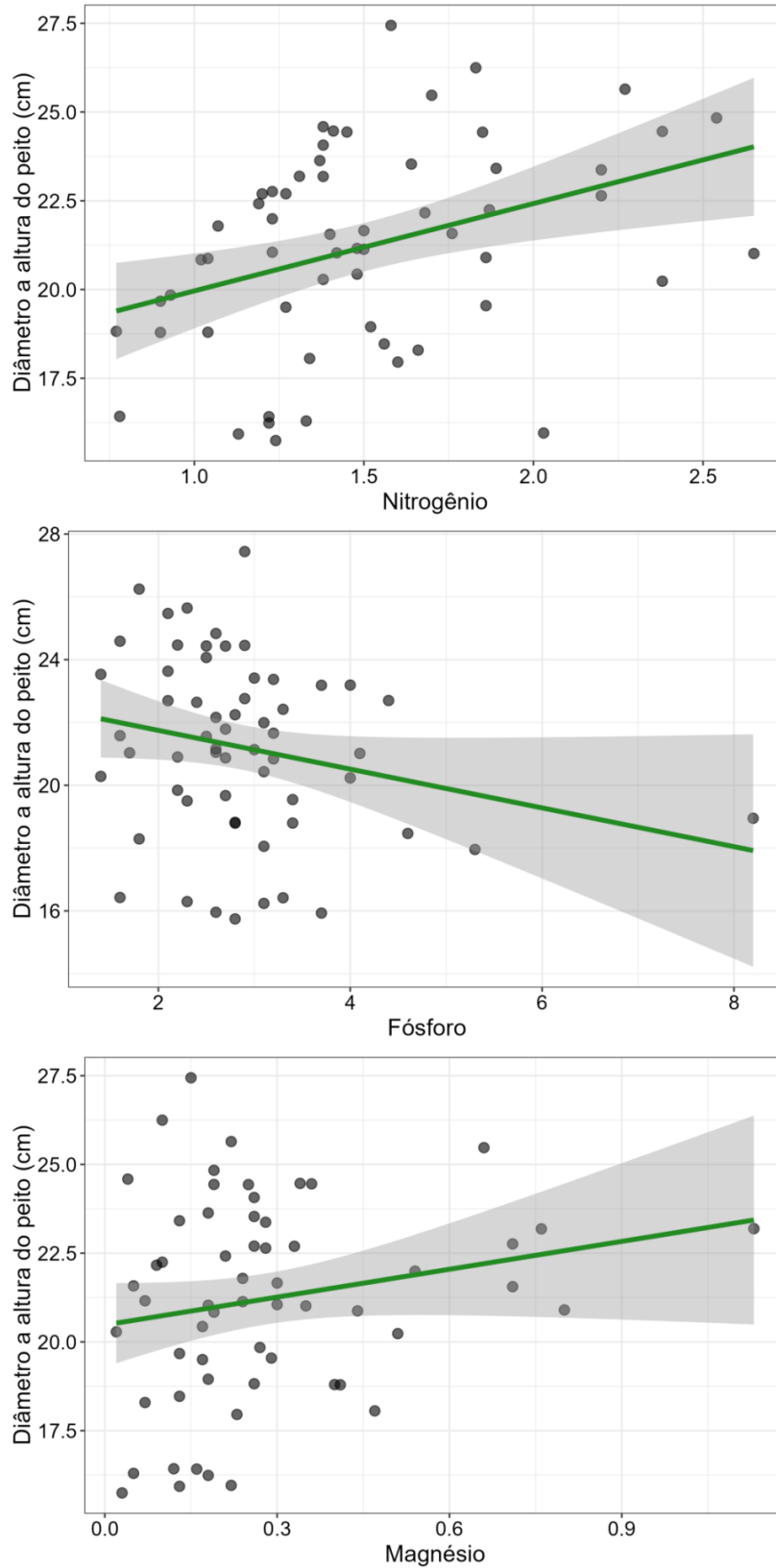


Tabela 5. Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais de solo sobre o diâmetro a altura do peito das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais de nitrogênio, fósforo e magnésio, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas  $t$  e os valores de  $p$ . Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $D^2$  e  $D^2$  ajustado foram de 0,258 e 0,203, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável soma de bases explicou 18% ( $R^2$  parcial = 0,179), o nitrogênio explicou 15% ( $R^2$  parcial = 0,149), o fósforo explicou 9,4% ( $R^2$  parcial = 0,094), o cálcio explicou 17% ( $R^2$  parcial = 0,168) e o magnésio 11% ( $R^2$  parcial = 0,113).

| Variável   | Estimativa | Erro-padrão | $t$    | $p$          |
|------------|------------|-------------|--------|--------------|
| Intercepto | 18,702     | 1,490       | 12,555 | <b>0,000</b> |
| Nitrogênio | 2,570      | 0,768       | 3,344  | <b>0,001</b> |
| Fósforo    | -0,783     | 0,318       | -2,464 | <b>0,017</b> |
| Magnésio   | 3,169      | 1,549       | 2,045  | <b>0,046</b> |

### *Altura*

A maior altura média das espécies arbóreas ocorreu nas parcelas dos grupos de módulos 1 e 3, padrão também encontrado no diâmetro a altura do peito. A menor altura média ocorreu nas parcelas do módulo 4 pertencente ao grupo 2 (Tabela 6). Ocorreu maior quantidade de silte nos grupos de módulos 1 e 3 e maior quantidade de argila no grupo 1. Com exceção do fósforo, ocorreu maior quantidade de nutrientes como nitrogênio e cálcio nas parcelas dos grupos 1 e 3 (Tabela 3), o que pode explicar a maior altura de árvores nesses locais de estudo.

Tabela 6. Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da altura das espécies arbóreas por módulos.

| Módulos | Média | Mediana | Amostras | Desvio padrão | Erro padrão |
|---------|-------|---------|----------|---------------|-------------|
| M1      | 15,21 | 14      | 485      | 5,21          | 0,24        |
| M2      | 15,49 | 14,5    | 803      | 4,89          | 0,17        |
| M3      | 15,07 | 14      | 766      | 5,06          | 0,18        |

| Módulos | Média | Mediana | Amostras | Desvio padrão | Erro padrão |
|---------|-------|---------|----------|---------------|-------------|
| M4      | 12,87 | 12      | 849      | 4,15          | 0,14        |
| M5      | 14,27 | 13      | 685      | 5,06          | 0,19        |
| M6      | 14,79 | 14      | 642      | 4,69          | 0,18        |

A altura média de todos os indivíduos arbóreos foi explicada pelas variáveis ambientais do solo como silte e magnésio, e pela variável espacial altitude. Todas essas variáveis foram positivas para o crescimento em altura das espécies (Figura 6; Tabela 7). O valor do  $D^2$  do modelo de 0,293 indica que uma porcentagem de 29% da variação dos dados foi explicada pelo modelo em relação à média da altura.

Figura 6. Efeito do silte e do magnésio presentes no solo, e da altitude sobre as medidas da altura das espécies arbóreas. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como:  $\text{Altura} \sim \text{Silte} + \text{Soma das bases} + \text{K}$ , família = gaussiana (link = log).

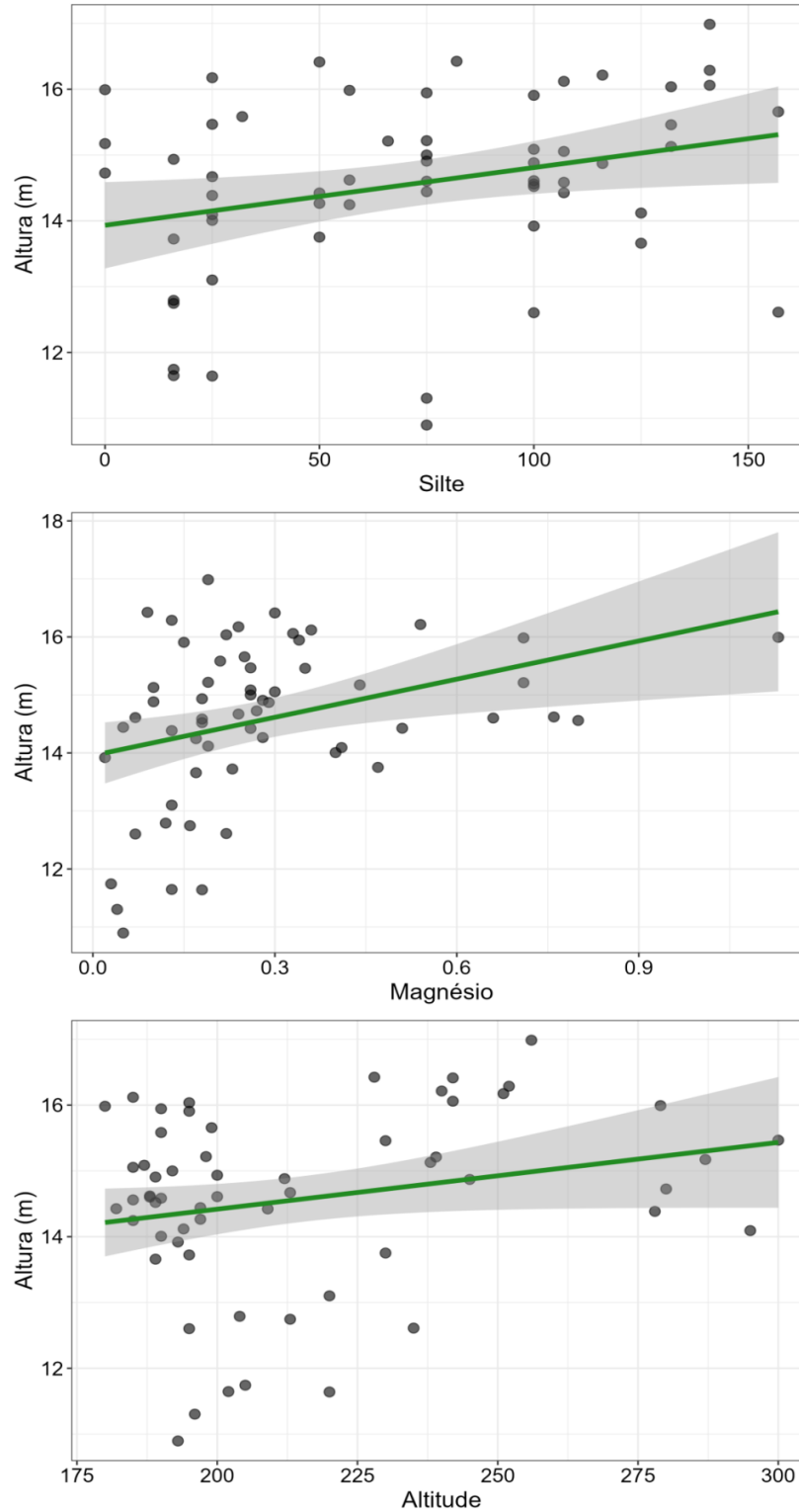


Tabela 7. Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais sobre a altura das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais do solo silte e magnésio, a variável espacial altitude, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas  $t$  e os valores de  $p$ . Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $D^2$  e  $D^2$  ajustado foram de 0,293 e 0,240, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável silte explicou 7,7% ( $R^2$  parcial = 0,077), o magnésio explicou 6,1% ( $R^2$  parcial = 0,061), e a altitude explicou 8,9% ( $R^2$  parcial = 0,089).

| Variável   | Estimativa | Erro-padrão | $t$    | $p$          |
|------------|------------|-------------|--------|--------------|
| Intercepto | 2,398      | 0,081       | 29,494 | <b>0,000</b> |
| Silte      | 0,001      | 0,000       | 3,370  | <b>0,001</b> |
| Magnésio   | 0,147      | 0,049       | 3,022  | <b>0,004</b> |
| Altitude   | 0,001      | 0,000       | 2,420  | <b>0,019</b> |

### *Área basal*

Seguindo o padrão do diâmetro a altura do peito e da altura das árvores, a área basal média também foi maior nas parcelas dos grupos de módulos 1 e 3 e menor no grupo 2 (Tabela 8). Da mesma forma, encontramos maior quantidade de argila no grupo de módulos 1 e maior quantidade de silte nos grupos de módulos 1 e 3. Os nutrientes como nitrogênio e cálcio também apresentaram maiores quantidades nos grupos de módulos 1 e 3. A quantidade de areia foi maior no grupo de módulos 2 (Tabela 3), onde ocorreu menor área basal. Menores altitudes foram encontradas em módulos do grupo 2, indicando que ocorre menor área basal média nas altitudes menos elevadas.

Tabela 8. Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da área basal das espécies arbóreas por módulos.

| Módulos | Média | Mediana | Amostras | Desvio padrão | Erro padrão |
|---------|-------|---------|----------|---------------|-------------|
| M1      | 2,9   | 2,73    | 10       | 1             | 0,32        |
| M2      | 3,98  | 4,12    | 10       | 1,11          | 0,35        |
| M3      | 3,62  | 3,68    | 10       | 1,07          | 0,34        |

| Módulos | Média | Mediana | Amostras | Desvio padrão | Erro padrão |
|---------|-------|---------|----------|---------------|-------------|
| M4      | 2,47  | 2,14    | 10       | 0,88          | 0,28        |
| M5      | 3,75  | 3,75    | 10       | 1,18          | 0,37        |
| M6      | 3,52  | 3,31    | 10       | 1,58          | 0,5         |

Os modelos analisados mostraram que a área basal foi explicada pela presença de silte e areia no solo. O nitrogênio não apresentou efeito significativo, apesar de estar inserido no melhor modelo da análise. Tanto a presença de areia quanto do silte foram positivas sobre a área basal das espécies arbóreas, entretanto, o efeito da areia foi mais fraco (Figura 7; Tabela 9).

Figura 7. Efeito da areia, do silte e do nitrogênio presentes no solo sobre a área basal das espécies arbóreas. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Área basal  $\sim$  Areia + N + Silte, família = gaussiana (link = identity).

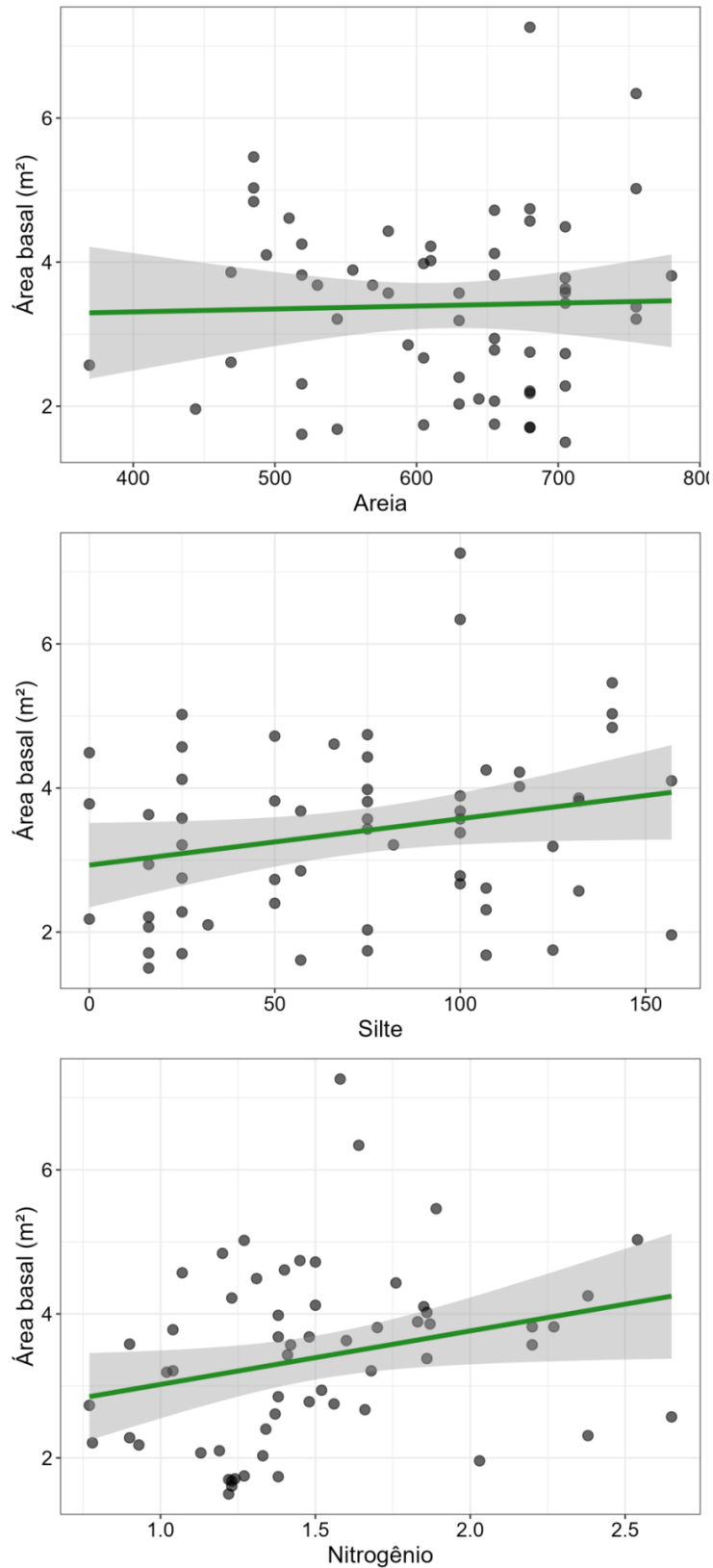


Tabela 9. Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais sobre a área basal das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais do solo areia, nitrogênio e silte, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas  $t$  e os valores de  $p$ . Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $R^2$  e  $R^2$  ajustado foram de 0,170 e 0,125, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável areia explicou 9,8% ( $R^2$  parcial = 0,098), o nitrogênio explicou 5,4% ( $R^2$  parcial = 0,054), e o silte explicou 7% ( $R^2$  parcial = 0,069).

| Variável   | Estimativa | Erro-padrão | $t$    | $p$          |
|------------|------------|-------------|--------|--------------|
| Intercepto | -1,952     | 1,835       | -1,064 | 0,292        |
| Areia      | 0,006      | 0,002       | 2,451  | <b>0,017</b> |
| Nitrogênio | 0,777      | 0,438       | 1,775  | 0,081        |
| Silte      | 0,010      | 0,005       | 2,033  | <b>0,047</b> |

#### 4.4 Efeito dos filtros ambientais sobre a riqueza, abundância e fitossanidade

##### *Riqueza*

A maior riqueza de espécies foi encontrada nas parcelas dos grupos 1 e 2, sendo maior no grupo 1. Ao contrário do diâmetro, altura e área basal, não houve maior riqueza no grupo 3 (Tabela 10). Isso pode indicar que parcelas com árvores maiores pode também apresentar baixa riqueza de espécies. Ocorreu maior quantidade de argila e silte no grupo 1, e os nutrientes como nitrogênio e fósforo foram encontrados nos grupos 1 e 2, respectivamente. As altitudes mais elevadas foram encontradas em parcelas do grupo 2 (Tabela 3). Considerando os resultados, maiores quantidades de silte, nitrogênio e fósforo, e altitudes mais elevadas, podem contribuir com riquezas mais altas. Ocorreu menor quantidade de areia no grupo 1, onde ocorreu maior riqueza de espécies, indicando possível relação negativa entre essas variáveis.

Tabela 10. Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da riqueza das espécies arbóreas por módulos.

| Módulos | Média | Mediana | Amostras | Desvio padrão | Erro padrão |
|---------|-------|---------|----------|---------------|-------------|
| M1      | 11,8  | 36      | 10       | 4,9           | 1,55        |
| M2      | 25,1  | 52      | 10       | 3,37          | 1,07        |
| M3      | 17    | 42      | 10       | 7,65          | 2,42        |
| M4      | 16,1  | 39,5    | 10       | 8,19          | 2,59        |
| M5      | 13,8  | 39,5    | 10       | 12,75         | 4,03        |
| M6      | 13,6  | 35      | 10       | 10,55         | 3,34        |

A riqueza de espécies foi explicada pela quantidade de areia e argila do solo e pela variação espacial da distância do rio e da altitude. Os efeitos da areia, argila e distância do rio foram negativos sobre a riqueza. Entretanto, altitudes mais elevadas apresentaram maior riqueza de espécies (Figura 8; Tabela 11). Como pode ser percebido no gráfico, altitudes mais elevadas apresentaram entre 30 e 60 espécies, e em altitudes mais baixas, o número de espécies variou entre 10 e 60. O valor do  $R^2$  de Nagelkerke de 0,227 indica uma porcentagem de cerca de 23% da variação dos dados explicada pelo modelo em relação à riqueza média de espécies.

Figura 8. Efeito da areia e da argila presentes no solo, e da distância do rio e altitude sobre a riqueza das espécies arbóreas. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Riqueza  $\sim$  Areia + Argila + Altitude + Distância do rio, link = log. A distribuição dos dados utilizada foi a binomial negativa.

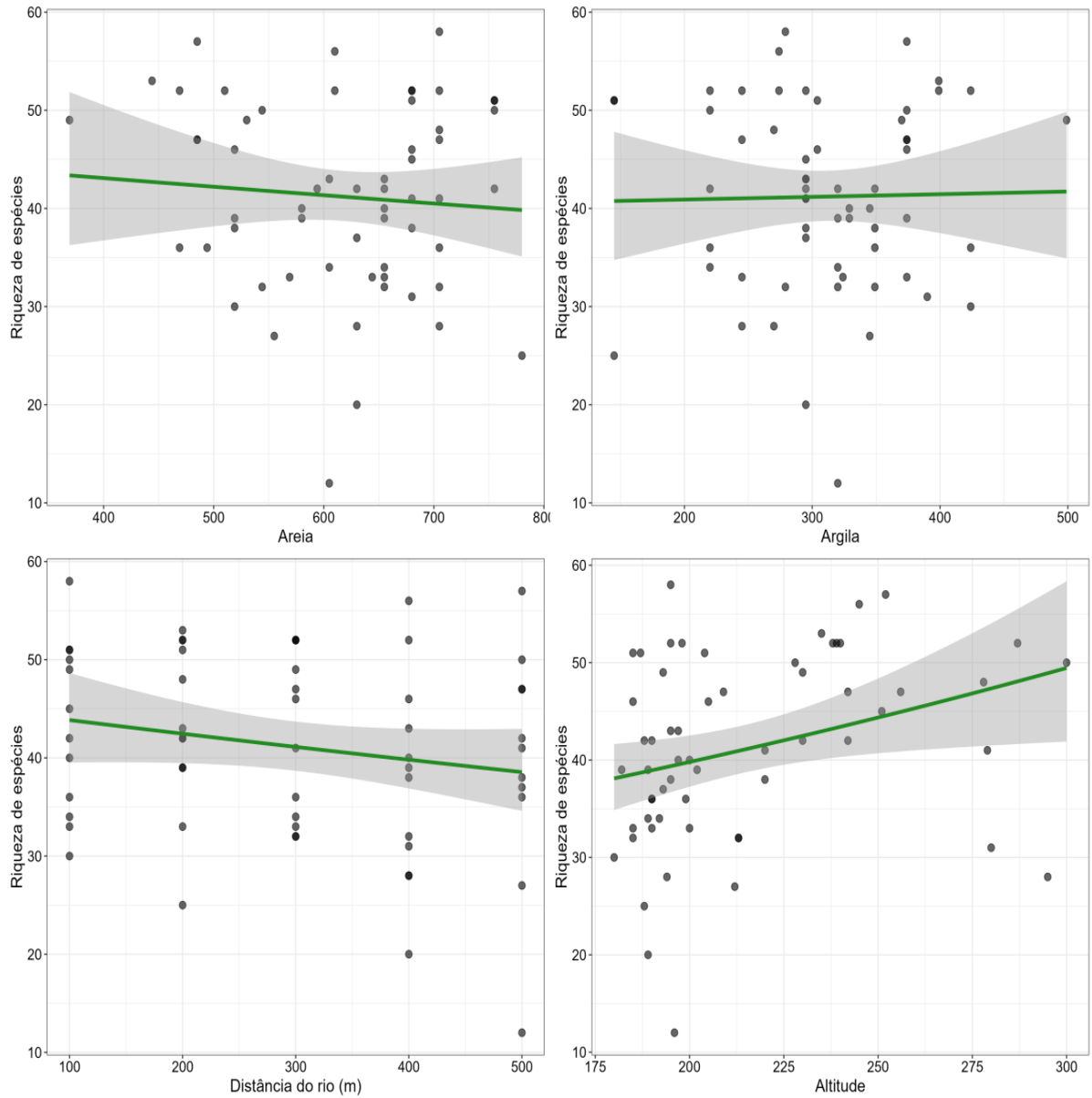


Tabela 11. Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais sobre a riqueza das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais do solo areia e argila, as variáveis espaciais distância do rio e altitude, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas  $t$  e os valores de  $p$ . Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $R^2$  e  $R^2$  ajustado foram de 0,229 e 0,170, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável areia explicou 12% ( $R^2$  parcial = 0,116), a variável argila explicou 8,9% ( $R^2$  parcial = 0,089), a variável distância do rio explicou 9,2% ( $R^2$  parcial = 0,092) e a variável altitude explicou 19% ( $R^2$  parcial = 0,188).

| Variável         | Estimativa | Erro-padrão | $t$    | $p$          |
|------------------|------------|-------------|--------|--------------|
| Intercepto       | 4,569      | 0,607       | 7,526  | <b>0,000</b> |
| Areia            | -0,001     | 0,001       | -2,188 | <b>0,029</b> |
| Argila           | -0,002     | 0,001       | -1,972 | <b>0,049</b> |
| Distância do rio | -0,001     | 0,000       | -2,363 | <b>0,018</b> |
| Altitude         | 0,003      | 0,001       | 3,339  | <b>0,001</b> |

### ***Abundância***

Ocorreu maior quantidade de indivíduos nos grupos 2 e 3, e menor quantidade de indivíduos no grupo 1 (Tabela 12). Da mesma forma, foi encontrado maior quantidade de fósforo no grupo de módulos 2, além de maior quantidade de areia e altitudes mais elevadas nas parcelas desse grupo (Tabela 3). Ocorreu maior quantidade de argila no grupo de módulo 1, onde foi verificado menor abundância, indicando uma possível relação negativa entre essas variáveis.

Tabela 12. Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da abundância das espécies arbóreas por módulos.

| Módulos | Média | Mediana | Amostras | Desvio padrão | Erro padrão |
|---------|-------|---------|----------|---------------|-------------|
| M1      | 50,8  | 51,5    | 10       | 8,51          | 2,69        |
| M2      | 82,3  | 82,5    | 10       | 12,22         | 3,86        |
| M3      | 78,3  | 80      | 10       | 12,52         | 3,96        |
| M4      | 87,7  | 88      | 10       | 12,81         | 4,05        |
| M5      | 70    | 73      | 10       | 20,08         | 6,35        |
| M6      | 64,9  | 69      | 10       | 12,45         | 3,94        |

A abundância de indivíduos, considerando todos os módulos, foi explicada principalmente pela quantidade de argila, onde solos com maiores quantidades desse mineral apresentaram menores números de indivíduos (Figura 9). A altitude também influenciou positivamente no número de indivíduos, com altitudes mais elevadas apresentando mais de 75 indivíduos de arbóreas, e altitudes menos elevadas apresentando variações entre 65 e 100 indivíduos (Figura 9; Tabela 13). O valor do  $R^2$  de 0,100 indica uma pequena porcentagem, com apenas 10% da variação dos dados explicada pelo modelo em relação ao número médio de indivíduos arbóreos.

Figura 9. Efeito da argila presente no solo e da altitude sobre a abundância de indivíduos arbóreos. Os gráficos apresentam as variáveis ambientais significativas do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como:  $\text{Abundância} \sim \text{Argila} + \text{Altitude}$ , link = log. A distribuição dos dados utilizada foi a binomial negativa.

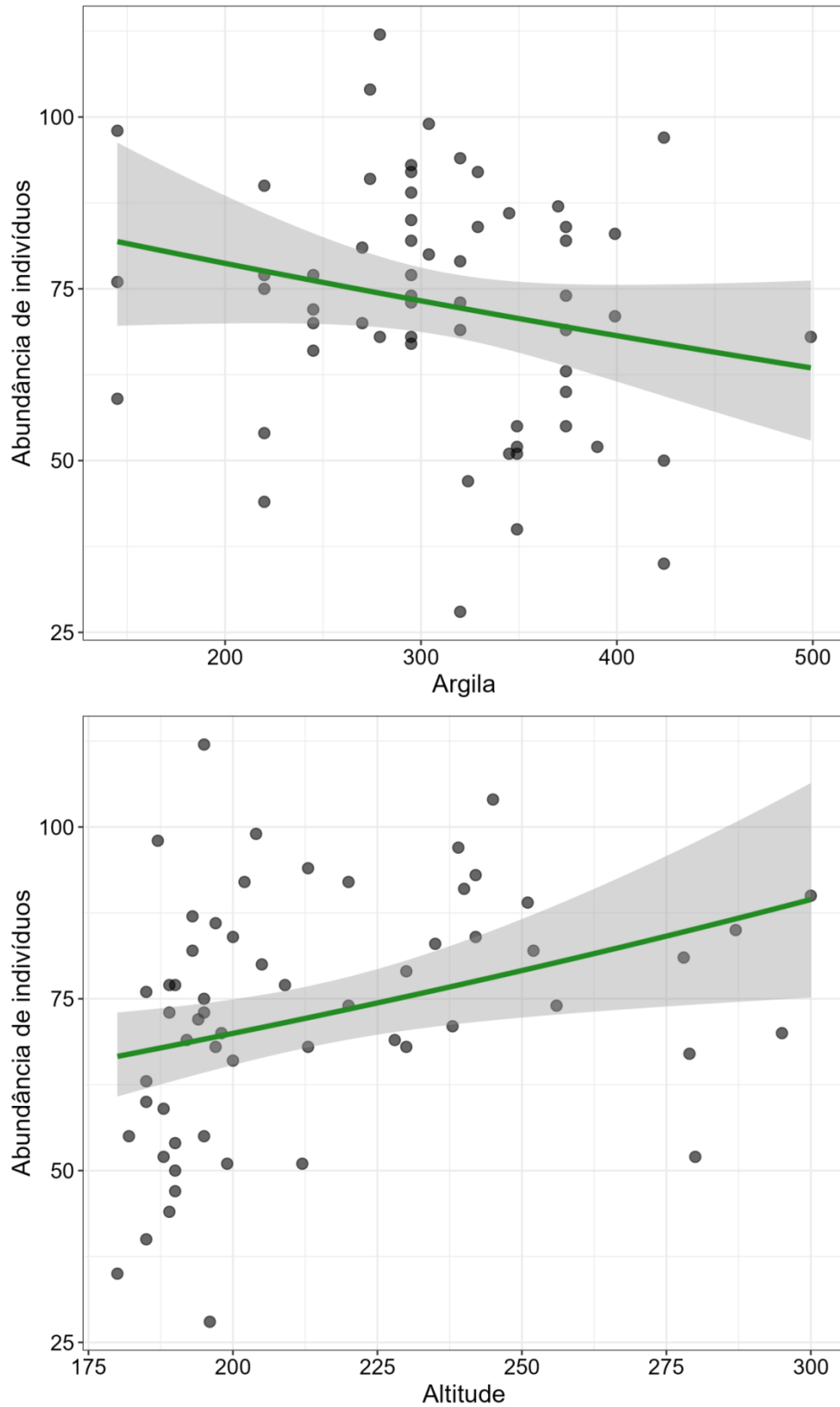


Tabela 13. Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais sobre a abundância de indivíduos das espécies arbóreas. A tabela apresenta as variáveis ambientais do solo argila e a variável espacial altitude, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas  $t$  e os valores de  $p$ . Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $R^2$  e  $R^2$  ajustado foram de 0,100 e 0,068, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável argila explicou 7,2% ( $R^2$  parcial = 0,072) e a variável altitude explicou 7% ( $R^2$  parcial = 0,070).

| Variável   | Estimativa | Erro-padrão | $t$    | $p$          |
|------------|------------|-------------|--------|--------------|
| Intercepto | 10,767     | 3,465       | 3,108  | <b>0,002</b> |
| Areia      | -0,006     | 0,004       | -1,839 | 0,066        |
| Silte      | -0,007     | 0,004       | -1,832 | 0,067        |
| Argila     | -0,008     | 0,003       | -2,230 | <b>0,026</b> |
| K          | -0,002     | 0,001       | -1,678 | 0,093        |
| Ca         | -0,155     | 0,093       | -1,658 | 0,097        |
| Altitude   | 0,002      | 0,001       | 2,188  | <b>0,029</b> |

### ***Fitossanidade***

Maior quantidade de árvores com fitossanidade boa ou ótima foi encontrada nas parcelas dos grupos 2 e 3 (Tabela 14). Ocorreu maior quantidade de areia e fósforo no grupo 2, além de maiores altitudes também neste grupo (Tabela 3), indicando possível relação positiva entre essas variáveis.

Tabela 14. Valores de média, mediana, número amostral, desvio padrão e erro padrão da fitossanidade das espécies arbóreas por módulos, considerando o número de árvores com fitossanidade boa ou ótima.

| Módulos | Média | Mediana | Amostras | Desvio padrão | Erro padrão |
|---------|-------|---------|----------|---------------|-------------|
| M1      | 44,1  | 45      | 10       | 9,2           | 2,9         |
| M2      | 70,7  | 71      | 10       | 12,7          | 4           |
| M3      | 67,2  | 67      | 10       | 12,7          | 4           |
| M4      | 73,3  | 72,5    | 10       | 15,1          | 4,8         |
| M5      | 61,2  | 65      | 10       | 18,4          | 5,8         |
| M6      | 59    | 61      | 10       | 11,4          | 3,6         |

Os modelos indicaram que a porcentagem de plantas saudáveis foi influenciada pelas variáveis areia, silte e fósforo presente no solo. Os solos mais arenosos, e com maior quantidade de silte e fósforo, influenciaram positivamente na fitossanidade das espécies arbóreas (Figura 10; Tabela 15). O valor do  $R^2$  de Nagelkerke de 0,359 indica uma porcentagem de 36% na explicação do modelo em relação à porcentagem de plantas saudáveis.

Figura 10. Efeito da areia, silte e fósforo presente no solo sobre o número de plantas saudáveis das espécies arbóreas através da análise do modelo linear generalizado (GLM). A fórmula do modelo gerado foi definida como: Plantas saudáveis ~ Areia + Silte + Argila + Soma das bases + P + Ca, family = gaussiana.

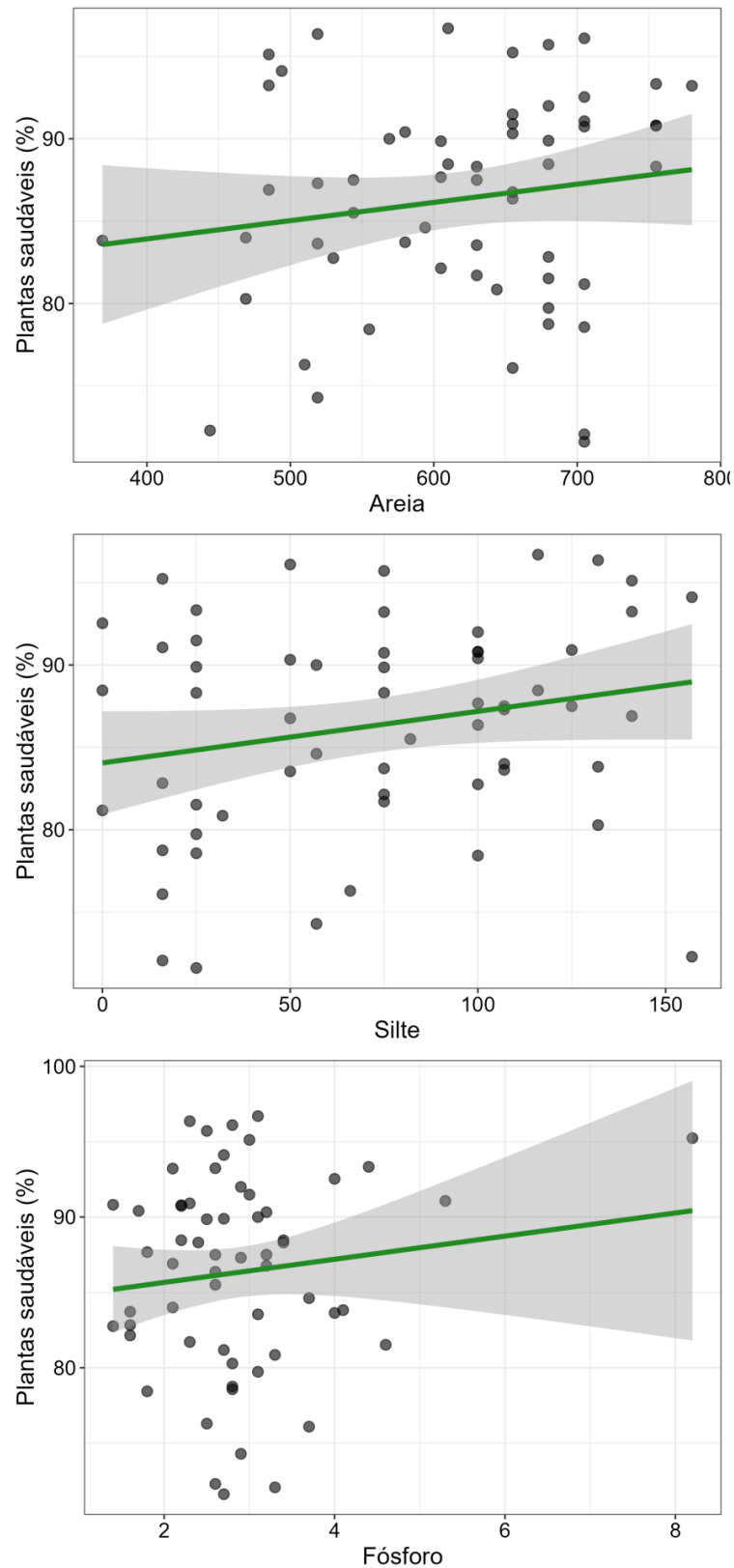


Tabela 15. Coeficientes do modelo linear generalizado para o efeito das variáveis ambientais do solo sobre a porcentagem de plantas saudáveis. A tabela apresenta as variáveis areia, silte, argila, soma das bases, fósforo e cálcio, as estimativas, os erros-padrão, as estatísticas  $t$  e os valores de  $p$ . Os parâmetros significativos no nível  $p < 0,05$  estão destacados em negrito. Os valores do  $R^2$  e  $R^2$  ajustado foram de 0,359 e 0,286, respectivamente. A importância relativa de cada variável do modelo foi explicada pelos cálculos dos  $R^2$  parciais. A variável areia explicou 8,4% ( $R^2$  parcial = 0,084), a variável silte explicou 13,3% ( $R^2$  parcial = 0,133) e a variável fósforo explicou 10,5% ( $R^2$  parcial = 0,105).

| Variável      | Estimativa | Erro-padrão | $t$    | $p$          |
|---------------|------------|-------------|--------|--------------|
| (Intercept)   | -96,882    | 85,106      | -1,138 | 0,260        |
| Areia         | 0,185      | 0,085       | 2,184  | <b>0,033</b> |
| Silte         | 0,262      | 0,093       | 2,824  | <b>0,007</b> |
| Argila        | 0,136      | 0,083       | 1,642  | 0,107        |
| Soma de bases | 6,014      | 3,887       | 1,547  | 0,128        |
| Fósforo       | 1,900      | 0,768       | 2,472  | <b>0,017</b> |
| Cálcio        | -8,935     | 5,984       | -1,493 | 0,141        |

## 4.5 Síntese dos resultados

### 4.5.1 Objetivo 1: Composição de espécies em relação à distância geográfica e distância do rio

De forma geral, o aumento da distância geográfica levou à redução da similaridade de espécies entre os módulos. Ocorreu a formação de três grupos de módulos, sendo os mais próximos com maior similaridade na composição de espécies, enquanto módulos mais distantes apresentaram menor similaridade de espécies. Ao contrário, a distância do rio não foi suficiente para apresentar efeito na dissimilaridade de espécies, ou seja, a composição de espécies foi semelhante ao longo das distâncias em relação ao rio.

### 4.5.2 Objetivo 2: Descrição dos módulos de estudo

Quanto a textura do solo, ocorreu maior quantidade média de areia nas parcelas do grupo 2 e mais baixa quantidade de areia nas parcelas do grupo 1. A quantidade média de argila foi maior nas parcelas do grupo 1 e menor nas parcelas do grupo 3. A quantidade média

de silte foi maior nas parcelas do grupo 1 e bem menor nas parcelas do grupo 2. Quanto aos nutrientes do solo, a quantidade média de nitrogênio foi maior nas parcelas do grupo 1 e menor nas parcelas do grupo 2. A quantidade média de fósforo foi maior no grupo 2 e menor no grupo 3, e a quantidade média de cálcio foi maior no grupo 3 e menor no grupo 2. As altitudes médias foram maiores nas parcelas do grupo 2 e menor nas parcelas do grupo 3. Essas diferenças ocorreram para a maior parte das variáveis abióticas, podendo explicar as diferenças nas composições de espécies nos três grupos e, possivelmente, a estrutura da floresta.

#### 4.5.3 Objetivo 3: Efeito dos filtros ambientais e espaciais na estrutura da floresta, riqueza de espécies, abundância e fitossanidade

A tabela 16 abaixo resume as principais relações de causa e efeito entre as variáveis analisadas nos modelos lineares generalizados. Os dados de pH, soma de bases trocáveis, potássio e cálcio foram excluídos da tabela por não apresentarem efeitos nas variáveis dependentes.

Tabela 16. Relações de causa e efeito das variáveis ambientais do solo, incluindo areia, silte, argila, nitrogênio (N), fósforo (P) e magnésio (Mg), as variáveis espaciais como distância do rio e altitude sobre os parâmetros da estrutura da floresta como diâmetro a altura do peito, altura e área basal de árvores, e sobre a riqueza de espécies, a abundância (número de indivíduos) e a porcentagem de plantas saudáveis. A tabela apresenta os valores do  $D^2$  e  $R^2$  ajustados de cada modelo e os efeitos positivos (+) e negativos (-) de cada variável significativa dos modelos. Células vazias representam efeitos não significativos para o preditor testado.

| Causa/Efeito       | Diâmetro a altura do peito | Altura | Área basal | Riqueza | Abundância | Plantas saudáveis (%) |
|--------------------|----------------------------|--------|------------|---------|------------|-----------------------|
| $D^2/R^2$ ajustado | 0,203                      | 0,240  | 0,125      | 0,170   | 0,068      | 0,286                 |
| Areia              |                            |        | +          | -       |            | +                     |
| Silte              |                            | +      | +          |         |            | +                     |
| Argila             |                            |        |            | -       | -          |                       |
| Nitrogênio         | +                          |        | +          |         |            |                       |
| Fósforo            | -                          |        |            |         |            | +                     |
| Magnésio           | +                          | +      |            |         |            |                       |
| Distância do rio   |                            |        |            | -       |            |                       |
| Altitude           |                            | +      |            | +       | +          |                       |

## 5 DISCUSSÃO

### *Efeitos das distâncias geográficas sobre a composição de espécies*

Os resultados mostraram que a distância geográfica reduziu a similaridade da composição de espécies. Essa redução da similaridade de espécies com o aumento da distância geo-

gráfica pode ser explicada tanto pela teoria de nicho (Tuomisto et al. 2003) como pela teoria neutra (Condit et al. 2002). Considerando a teoria de nicho, o aumento da distância entre as áreas leva à uma maior diferença nos filtros ambientais, que por sua vez, reduz a similaridade de espécies (Duque et al. 2009). Os filtros ambientais também podem estar associados a diferenças geológicas e edáficas, como fertilidade do solo (Ter Steege et al. 2003). Quanto à teoria neutra, podemos citar as limitações de dispersão das espécies, em que ocorre maior probabilidade e facilidade de dispersão em pequenas distâncias (Matos et al. 2013; Duque et al. 2009; Bohlman et al. 2008). Portanto, as distâncias geográficas podem estar tanto relacionadas à teoria de nicho, devido às diferenças ambientais, quanto a teoria neutra, devido às limitações de dispersão das espécies, o que levaria a essas diferenças nas composições de espécies dos módulos distantes entre si avaliados em nosso estudo.

Quanto às distâncias em relação as margens do rio, nossos resultados indicaram baixa dissimilaridade da composição de espécies ao longo dessas distâncias. Esses resultados contradizem alguns estudos que relatam que a presença de rios, assim como as distâncias geográficas, apresenta significativa interferência. Por exemplo, um estudo semelhante realizado em um fragmento de floresta semidecídua às margens do rio Capivari, em Minas Gerais, Brasil, verificou diferenças na composição de espécies à medida que se distanciava do rio em uma distância variando de 0 a 450 metros. Foi encontrado que espécies arbóreas apresentavam um claro padrão de distribuição, onde algumas espécies estavam adaptadas à baixa encosta, com solos mais úmidos, e outras espécies adaptadas à alta encosta, com solos menos úmidos (Souza et al. 2003). Um estudo na Amazônia relatou influência significativa da drenagem, pois ao longo do rio houve diferenças florísticas e diferenças nas propriedades do solo (edáficas e geológicas), as quais alteraram a distribuição das espécies (Moser et al. 2014). Considerando isso, novos estudos são necessários para avaliar quais distâncias em relação ao rio apresentam diferenças nas composições de espécies. A distância de 500 metros em relação ao rio no fragmento pode não ter sido suficiente para refletir uma mudança nas condições edáficas, sendo puramente um efeito de escala, ou mesmo fatores de degradação próximos ao rio que ocorrem em florestas ripárias da Amazônia e que não foram avaliados (Celentano et al. 2016), podem ter causado a homogeneidade de composições de espécies em diferentes distâncias. Apesar dos grupos de distâncias em relação ao rio de 100 a 500 metros não serem diferentes em termos de composição, ainda podem ocorrer diferenças entre parcelas próximas e distantes do rio (Figura 3), sendo necessários novos estudos e análises.

*Efeitos dos filtros ambientais e espaciais sobre a estrutura da floresta*

Para o diâmetro a altura do peito, o nitrogênio e o magnésio foram os nutrientes que afetaram positivamente essa variável, entretanto, o fósforo, apesar de importante para o desenvolvimento da vegetação, afetou negativamente o diâmetro a altura do peito. Em estudos realizados em ecossistemas florestais, observou-se um aumento do diâmetro das árvores com o aumento do nitrogênio, entretanto, para as variáveis de fósforo e magnésio não foram verificados efeitos positivos sobre o crescimento arbóreo (Morrison; Foster 1995). Outros estudos apresentaram relação positiva no crescimento de plantas com o aumento do nitrogênio e fósforo, mas maior incerteza na relação ao aumento do magnésio (Thandapani 1985). Apesar disso, alguns estudos corroboraram com nossos resultados onde o aumento do magnésio foi positivamente correlacionado com aumento do diâmetro a altura do peito e com a altura das espécies arbóreas. Em solos de terra firme da Amazônia Central, foi encontrado que a presença do magnésio é um nutriente crítico para o crescimento da vegetação arbórea (Dünisch et al. 2002). Na Amazônia Central o magnésio pode não ser um nutriente limitante, mas ele é importante para a ciclagem de nutrientes e produtividade da floresta (Assis et al. 2022). Apesar do fósforo ser um nutriente importante para o crescimento da vegetação, o excesso desse nutriente no solo pode apresentar efeito negativo na abundância de indivíduos e no recrutamento de espécies em florestas tropicais (Siddique et al. 2010). Algumas espécies podem ser beneficiadas pelo nitrogênio e fósforo, entretanto, o excesso desses nutrientes no solo também pode apresentar efeitos negativos na diversidade de espécies arbóreas, reduzindo a riqueza da assembleia, abundância de indivíduos e o recrutamento de espécies em florestas tropicais (Cunha et al. 2022; Xiankai et al. 2008), o que poderia explicar o efeito negativo do fósforo sobre o diâmetro a altura do peito das árvores em nosso estudo.

Para a altura das árvores, ocorreu efeitos positivos do silte, do magnésio e de mais altas altitudes. A altitude e as variáveis de textura do solo podem explicar cerca de 20% da variação na biomassa acima do solo de árvores da floresta amazônica. Como exemplo, autores encontraram que altitudes elevadas e o teor de argila aumentaram a biomassa de espécies arbóreas na região da Amazônia, indicando que tanto altitude como fatores ambientais influenciam no crescimento da vegetação (Castilho et al. 2006). Quanto a presença de silte no solo, foi encontrado que ele permite a retenção de nutrientes e água devido às suas características granulométricas que interferem nos processos de permeabilidade do solo e de drenagem, o que pode explicar locais com maior quantidade de silte apresentar árvores mais altas em nossas análises (Filho et al. 2018). A textura do solo afeta de forma indireta a quantidade de carbono orgânico e a capacidade de troca de cátions, os quais influenciam diretamente na produtividade da vegetação (Sales et al. 2022). Além disso, a textura do solo tem relação direta com

os gradientes de fertilidade, podendo aumentar a quantidade de potássio e reter água (Flores et al. 2020).

A área basal da vegetação foi positivamente influenciada pela quantidade de areia no solo, pelo silte e pelo nitrogênio. Entretanto, apenas a areia e o silte apresentaram efeitos significativos. A granulometria dos solos na Amazônia é importante para a vegetação, pois componentes influenciam no crescimento das árvores e na composição de espécies. Por exemplo, solos arenosos podem evitar alagamentos e permitir maior aeração, facilitando o desenvolvimento das raízes e, conseqüentemente, o crescimento da vegetação (Sales et al. 2022). Apesar disso, solos arenosos impedem menor retenção de fósforo e estão associados a espécies de menor biomassa e menor área basal adaptadas a locais com baixa disponibilidade de nutrientes, o que também pode explicar a relação fraca entre essas variáveis, apesar de positiva (Toledo et al. 2017). A presença de silte permite maior retenção de água e aumenta a fertilidade do solo, beneficiando o crescimento das árvores e a área basal da vegetação da mesma forma, maior densidade da vegetação arbórea é um bom representante do nível de degradação e está positivamente correlacionada com maior quantidade de silte no solo (Celentano et al. 2016).

#### *Efeito dos filtros ambientais e espaciais sobre a riqueza, abundância e fitossanidade*

A riqueza e a abundância de indivíduos foram mais baixas em locais com maior quantidade de argila no solo. Um fator que pode explicar a menor riqueza e abundância em solos argilosos são os processos competitivos. Devido ao aumento do crescimento da vegetação nesses ambientes com maior quantidade de argila, pode ocorrer a dominância de espécies mais competitivas, reduzindo a diversidade de espécies total, e daquelas espécies com menor potencial competitivo (Noe et al. 2021).

A riqueza de espécies foi mais baixa em locais mais distantes do rio. Áreas próximas ao rio facilitam a deposição de sedimento, podendo levar ao acúmulo de nutrientes e consequente estabelecimento de espécies nesses locais (Wittmann et al. 2010). A maior quantidade de espécies em áreas próximas ao rio pode ser explicada pela possibilidade das espécies de dispersar sementes e colonizar novas áreas, utilizando a água em parcelas mais úmidas (Wittmann et al. 2010). A proximidade aos corpos d'água pode aumentar a riqueza devido à maior umidade, pois segundo pesquisas, condições secas prejudicam o crescimento de espécies arbóreas (Durgante et al. 2023; Silva et al. 2021). Importante lembrar que as distâncias em relação ao rio não alteraram a composição de espécies, mas foi importante para a riqueza.

Riquezas mais altas e maior abundância de indivíduos foram encontrados em áreas mais altas, sendo positivamente correlacionadas com a altitude. Entretanto, o aumento da ri-

queza de espécies em altitudes mais elevadas coincidiu com o aumento da abundância, podendo apenas indicar que o aumento da riqueza é reflexo do aumento do número de indivíduos na área (Apêndice 3). Da mesma forma que para altura das espécies arbóreas, a riqueza também aumentou com a altitude corroborando com pesquisas feitas na Amazônia em que altitudes mais elevadas podem fornecer condições favoráveis para o estabelecimento de espécies (Castilho et al. 2006).

Quanto a porcentagem de plantas saudáveis, nosso modelo analisado indicou que a maior quantidade de areia e silte, e o nutriente fósforo, beneficiaram a porcentagem de plantas saudáveis encontradas nas parcelas estudadas. Apesar de reterem menos nutrientes, os solos arenosos podem permitir um melhor desenvolvimento de raízes durante os períodos de chuva, permitindo maior crescimento e melhor resistência das espécies adoenças (Sales et al. 2022).

Da mesma forma, a presença de fósforo no solo permite maior crescimento de árvores, o que também pode permitir maior resistência da vegetação na Amazônia (Dünisch et al. 200). A deficiência no solo de nutrientes, como fósforo e nitrogênio, pode tornar a vegetação mais susceptível a fungos patogênicos devido aos desequilíbrios nutricionais provocarem mudanças fisiológicas e bioquímicas nas plantas (Silveira; Higashi 2003). Estudos que associam diretamente a textura do solo com a fitossanidade ainda são escassos, entretanto, muitos estudos relacionam a textura do solo com o nitrogênio, carbono, fósforo e o fluxo de água no ecossistema da Amazônia, portanto, a textura do solo é um importante fator para manutenção da saúde das florestas tropicais (Whendee et al. 2000; Kurt et al. 2024). Outro fator não avaliado neste estudo é a presença e o ataque de insetos e outros patógenos que podem influenciar na queda de folhas e alterar o tamanho das árvores, prejudicando a saúde da vegetação principalmente em florestas tropicais úmidas (Barbosa et al. 2022).

De forma geral, a maior parte dos modelos apresentou um baixo percentual de explicação das variáveis independentes, isso mostra que a estocasticidade e outras variáveis ambientais não medidas também devem ser considerados em estudos posteriores para explicar as variáveis dependentes analisadas (Hubbell 2001). A explicação dos modelos foi na maioria das vezes em torno de 20%. O pior modelo foi para o número de indivíduos, que explicou apenas 6,8% da variação. O melhor modelo foi para número de árvores saudáveis que explicou 28,6%. Muito desta variação não explicada pode estar associada a variações estocásticas naturais (Condit et al. 2002; Hubbell 2006) ou competição entre espécies e indivíduos como proposto pela Teoria de Nicho do Hutchinson (1957), e parte pode estar ligada a variáveis não medidas, como a disponibilidade de água ou umidade.

## 6 CONCLUSÃO

Esse estudo utilizou dados do sistema PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) baseado no componente RAP que inclui inventários rápidos para avaliação biológica e planejamento do uso da terra na Amazônia, o RAPELD. Nós avaliamos o padrão na composição de espécies, na estrutura da vegetação, na riqueza de espécies, na abundância de indivíduos e na fitossanidade de comunidades arbóreas da Amazônia. Para a composição de espécies, a distância geográfica se apresentou como um importante preditor da similaridade florística entre áreas, indicando que ambientes próximos apresentam maiores similaridades na composição de espécies em comparação com áreas isoladas, entretanto, distâncias em relação ao rio não influenciou na composição de espécies.

Para a estrutura da vegetação, o diâmetro a altura do peito foi afetado positivamente pelo nitrogênio e magnésio e, de forma surpreendente, a quantidade de fósforo afetou negativamente o diâmetro a altura do peito das árvores. A altura das árvores foi beneficiada por mais altas altitudes e por solos com maior quantidade de silte e magnésio. A área basal foi beneficiada pela quantidade de areia e silte no solo. A riqueza de espécies foi reduzida com o aumento da distância do rio, e foi também reduzida pela maior quantidade de areia e argila no solo. A abundância apenas foi afetada negativamente pela quantidade de argila. Tanto a riqueza quanto a abundância foram beneficiadas em altitudes mais elevadas.

Para fitossanidade, o silte também foi um importante preditor, apresentando efeito positivo, assim como apresentou efeito positivo na estrutura da floresta. Além disso, em solos mais arenosos e com maior quantidade de fósforo são encontradas indivíduos arbóreos mais saudáveis. De forma geral, variáveis de textura do solo, como areia, silte e argila, e nutrientes como nitrogênio, fósforo e magnésio, apresentaram relevância na estrutura e diversidade da vegetação do fragmento arbóreo estudado. Variáveis como pH e bases trocáveis não apresentaram efeitos significativos.

Os resultados desta pesquisa abordam de forma abrangente como as variáveis do solo e as variáveis espaciais afetam a estrutura da vegetação, a distribuição e a diversidade de espécies na Amazônia, fornecendo relevantes informações para a conservação e manejo da biodiversidade. Pesquisas realizadas na Amazônia, confirmam que filtros ambientais do solo e distâncias geográficas explicam a distribuição e a adaptação das espécies às condições ambientais. Novos estudos devem ser executados para avaliar aspectos bióticos, abióticos e biogeográficos que possam refletir na explicação de modelos ecológicos.

## REFERÊNCIAS

- AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. R. (ORGS). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. **Smithsonian Institution Press**. 280p. 2000. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/216849738\\_Ants\\_standard\\_methods\\_for\\_measuring\\_and\\_monitoring\\_biodiversity\\_Smithsonian\\_Institution\\_Press\\_Washington](https://www.researchgate.net/publication/216849738_Ants_standard_methods_for_measuring_and_monitoring_biodiversity_Smithsonian_Institution_Press_Washington)
- ÁLVAREZ, F.; CASANOVES, F.; SUÁREZ, J. C. Influence of scattered trees in grazing areas on soil properties in the Piedmont region of the Colombian Amazon. **PLoS ONE**, v. 16, n. 12 December, p. 1–19, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261612>
- ASSIS, P.; LUGLI, L. F.; ALEIXO, I.; R. BACHEGA, L.; GARCIA, S.; SANTANA, F.; QUESADA, C. A. Ecosystem nutrient budget in a Central Amazon forest: the role of nutrient stocks and flows in biogeochemical cycling, **EGU General Assembly 2022**, Vienna, Austria, 23–27 May 2022, EGU22-13294. Disponível em: <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu22-13294>
- BARBOSA, G. S.; MONTEIRO, J. V. S.; GONÇALVES, M. P. M. Fitossanidade de espécies florestais em área em restauração na Estação Ecológica de Caetés, *Revista Principia*, v. 59, n. 1, p. 73-81, 2022. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.18265/1517-0306a2021id4468>
- BOHLMAN, A. et al. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 19, n. 6, p. 863–874, 2008. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.3170/2008-8-18463>
- BRANDÃO, D. O.; BARATA, L. E. S.; NOBRE, C. A. The Effects of Environmental Changes on Plant Species and Forest Dependent Communities in the Amazon Region. **Forests**, v. 13, n. 3, p. 1–20, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/f13030466>
- CABRAL, B. F. et al. Amazon deforestation: A dangerous future indicated by patterns and trajectories in a hotspot of forest destruction in Brazil. **Journal of Environmental Management**, v. 354, n. September 2023, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.120354>
- CAMPBELL, D. G.; DALY, D. C.; PRANCE, G. T.; MACIEL, U. N. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. **Brittonia**. 38, p.369-393. 1986. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.2307/2807085>
- CARDOZO, M.; DINIZ, M. B.; SZLAFSZTEIN, C. F. Amazon Basin water resources ecosystem services on the approach of Global Public Goods. **Água y Territorio**. 21, p.103-119, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.17561/at.21.5609>
- CARON, T. M. F. et al. Big trees drive forest structure patterns across a lowland Amazon re-growth gradient. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 1–12, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83030-5>.
- CASSEMIRO, F. A. S.; PADIAL, A. A. The neutral theory of biodiversity and biogeography: theoretical aspects, impacts and prospects. **Oecologia Brasiliensis**. 12(4): 706-719, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.4257/oeco.2008.1204.09>

CASTILHO, C. V. et al. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. **Forest Ecology and Management**, v. 234, n. 1–3, p. 85–96, 2006. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378112706004361>

CELENTANO, Danielle et al. Degradation of Riparian Forest Affects Soil Properties and Ecosystem Services Provision in Eastern Amazon of Brazil. **Land Degradation and Development**, v. 28, n. 2, p. 482–493, 2017. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ldr.2547>

CONDIT, R. et al. The importance of demographic niches to tree diversity. **Science**. 313(5783): 98-101, 2006. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16763113/>

\_\_\_\_\_. Beta-diversity in tropical forest tree. **Science**. v.295, n. 5555, 2002. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/11549363\\_BetaDiversity\\_in\\_Tropical\\_Forest\\_Trees](https://www.researchgate.net/publication/11549363_BetaDiversity_in_Tropical_Forest_Trees)

CONNELL, J. H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. **Science**. v.199, n. 4335, p. 1302–1310. 1978. Disponível em: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.7208/chicago/9780226125534-007/html>

CUNHA, H.F.V. et al. Direct evidence for phosphorus limitation on Amazon forest productivity. **Nature**, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05085-2>

DAMBROS, C. et al. The role of environmental filtering, geographic distance and dispersal barriers in shaping the turnover of plant and animal species in Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, n. 13, p. 3609–3634, 2020. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-020-02040-3>

DUIVENVOORDEN, J. et al. **Análise de dados: Modelagem multivariada para tomada de decisões**. Rio de Janeiro, Elsevier, 196p. 2009). Disponível em: [https://files.cercomp.ufg.br/weby/up/417/o/Numerical\\_Ecology.pdf?1458165083](https://files.cercomp.ufg.br/weby/up/417/o/Numerical_Ecology.pdf?1458165083)

DÜNISCH, O.; SCHWARZ, T.; NEVES, E. J.M. Nutrient fluxes and growth of *Carapa guianensis* Aubl. in two plantation systems in the central Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 166, n. 1–3, p. 55–68, 2002. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378112701006752>

DUQUE, A. et al. Distance decay of tree species similarity in protected areas on terra firme forests in Colombian Amazonia. **Biotropica**, v. 41, n. 5, p. 599–607, 2009. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1744-7429.2009.00516.x>

DURGANTE, F.; HIGUCHI, N.; OHASHI, S.; HOUSEHOLDER, J. E.; WITTMANN, F.; TRUMBORE, S. Soil fertility and drought stress episodes explain the variations in diameter growth of the hyperdominant Amazon tree species *Eschweilera coriacea*, **EGU General Assembly 2023**, Vienna, Austria, 24–28 Apr 2023, EGU23-9165. Disponível em: <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu23-9165>

ELTON, C. The Animal Community. **Animal Ecology**, p. 1-15, 1927. Disponível em: <http://www.cabdirect.org/abstracts/19632204195.html>.

FAVRETTO, M. A. Teoria neutra de biodiversidade: controvérsias e uma transvaloração da conservação de espécies. **Neotropical Biology and Conservation**. v.12, n.3, p. 224-231, 2017. Disponível em: <https://www.proquest.com/openview/cf43eac07acdad73d4d88b1b201aa40d/1?pq-origsite=gscholar&cbl=2040956>

FERREIRA, L. V. et al. Similaridade de espécies arbóreas em função da distância em uma floresta ombrófila na Floresta Nacional de Saraquá-Taquera, Pará. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. **Ciências Naturais**, v.6, n.3, p.295-306, 2011. Disponível em: [http://scielo.iec.gov.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1981-81142011000300005](http://scielo.iec.gov.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1981-81142011000300005)

FILHO, E. G. de B. et al. Variabilidade Espacial da Textura do Solo Em Área de Terra Preta Arqueológica Sob Diferentes Usos na Região Sul do Amazonas. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 17, n.1, p. 144–152, 2018. Disponível em: <https://e-revista.unioeste.br/index.php/scientiaagraria/article/view/17779>

FLORES, B. M. et al. Editorial special issue: plant-soil interactions in the Amazon rainforest. **Plant and Soil**, v. 450, n. 1–2, p. 1–9, 2020. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-020-04544-x>

FRATONI, M. M. J. et al. Effect of Nitrogen and Potassium Fertilization on Banana Plants Cultivated in the Humid Tropical Amazon. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 48, n. 13, p. 1511–1519, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/00103624.2017.1373791>

FRITZSONS, E.; MANTOVANI, L. E.; CHAVES NETO, A.; RIZZI, N. E. A influência da floresta ciliar sobre a temperatura das águas do rio Capivarí, região cárstica curitibana. **Floresta**. v.35, n.3, 2005. Disponível em: [http://www.bibliotecaflorestal.ufv.br/bitstream/handle/123456789/16583/Revista\\_Floresta\\_v35\\_n3\\_p395-407\\_2005.pdf?sequence=1](http://www.bibliotecaflorestal.ufv.br/bitstream/handle/123456789/16583/Revista_Floresta_v35_n3_p395-407_2005.pdf?sequence=1)

FROZZI, J. C. et al. Physical attributes and organic carbon in soils under natural and anthropogenic environments in the South Amazon region. **Environmental Earth Sciences**, v. 79, n. 11, p. 1–15, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s12665-020-08948-x>.

GALVES, J. M.; CORREIA, K. B. S; OLIVEIRA, D. A. Sustentabilidade Informacional em ecossistemas de conhecimento. **E-book - Ciências Sociais Aplicadas**, p. 107-124. 2021. Disponível em: <https://riu.ufam.edu.br/handle/prefix/5856>

GATTI, L. V. et al. Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. **Nature**, v. 595, n. 7867, p. 388–393, 2021. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.1038/s41586-021-03629-6>.

GIACOMINI, H. C. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. **Oecologia Brasiliensis**. 11(4), p. 521-543, 2007. Disponível em: <https://revistas.ufrj.br/index.php/oa/article/view/5692/4279>

GRINNELL, J. The Niche-Relationships of the California Thrasher. **Oxford University Press**, n. 4, p. 427–433, 1917. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/4072271>

GUIMARÃES, A. F. et al. Small-scale environmental variations drive vegetation structure and diversity in Amazon riverine forests. **Flora**, v. 283, p. 1-7, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0367253021001559>

GUITET, S. et al. Disturbance regimes drive the diversity of regional floristic Pools across Guianan rainforest landscapes. **Scientific Reports**. 8:3872, p. 1-12. 2018. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-018-22209-9>

HOUSEHOLDER, J. E. et al. Modeling the Ecological Responses of Tree Species to the Flood Pulse of the Amazon Negro River Floodplains. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, n. April, p. 1–11, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.628606>

HUBBEL S. P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a Tropical Dry Forest. **Science**. 203(4387): 1299-309. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.203.4387.1299>

\_\_\_\_\_. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. **Ecology**. 87(6), p.1387-1398. 2006. Disponível em: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1387:NTATEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1387:NTATEO]2.0.CO;2)

\_\_\_\_\_. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, New Jersey. 396 p. 2001. Disponível em: [http://www.scholarpedia.org/article/Unified\\_neutral\\_theory\\_of\\_biodiversity\\_and\\_biogeography](http://www.scholarpedia.org/article/Unified_neutral_theory_of_biodiversity_and_biogeography)

HUTCHINSON, G. E. Concluding Remarks. **Quantitative Biology**, 22, p. 425-427. 1957. Disponível em: Concluding Remarks.

\_\_\_\_\_. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? **The American Naturalist**, 93 (870), pp. 145-159. 1959. Disponível em: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/282070>

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Amazônia Legal. Base de dados e tabelas, 2021**. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/geociencias/cartas-e-mapas/mapas-regionais/15819-amazonia-legal.html?=&t=acesso-ao-produto>

IMAZON – Instituto do Homem e Meio Ambiente da Amazônia. **A Amazônia em números**. Disponível em: <https://amazon.org.br/imprensa/a-amazonia-em-numeros/#:~:text=A%20Amaz%C3%B4nia%20Legal%20tem%205,do%20mundo%20em%20extens%C3%A3o%20territorial>.

IVANAUSKAS, N. M.; MONTEIRO, R.; RODRIGUES, R. R. Estrutura de um trecho de Floresta Amazônica na bacia do alto rio Xingu. **Acta Amazonica**. 34(2), p. 275-299. 2004.

JÚNIOR, P. M. Um longo caminho até uma teoria unificada para a ecologia. **Oecologia Brasiliensis**. 10(1): 120-126, 2006. Disponível em: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=2883565>

KONOPIŃSKI, M. K. **Shannon diversity index: a call to replace the original Shannon's formula with unbiased estimator in the population genetics studies**. PeerJ 8:e9391. Disponível em: <https://www.semanticscholar.org/paper/Shannon-diversity-index%3A-a-call-to-replace-the-with-Konopi%25%84ski/077934641e49ff9585d5e2d467a84206bb503f2f>

KNEITEL, J.M.; CHASE, J.M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, p. 69-80, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00551.x>

LAURANCE, S. G.W. et al. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: A landscape-scale study. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 1, p. 96–106, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01122.x>

LU, X. K.; MO, J. M.; DONG, S. F. Effects of nitrogen deposition on forest biodiversity: A review. *ShengtaiXuebao/ Acta EcologicaSinica*, v. 28, n. 11, p. 5532–5548, 2008. Disponível em: [http://dx.doi.org/10.1016/S1872-2032\(09\)60012-3](http://dx.doi.org/10.1016/S1872-2032(09)60012-3).

MARCA-ZEVALLOS, M. J. et al. Local hydrological conditions influence tree diversity and composition across the Amazon basin. **Ecography**, v. 2022, n. 11, p. 1–17, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ecog.06125>

MATOS, D. C. L.; FERREIRA, L. V.; SALOMÃO, R. P. Influência da distância geográfica na riqueza e composição de espécies arbóreas em uma Floresta Ombrófila Densa na Amazônia Oriental. **Rodriguésia**. 64(2), p.357-367, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000200012>

MIKKELSON, G. M. Niche-Based vs. Neutral Models of ecological communities. **Biology and Philosophy**. 20, 557-566, 2006. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10539-005-5583-7>

MOGOLLÓN, H.; MORAWETZ, W. A spatial model of tree  $\alpha$ -diversity and tree density for the Amazon. **Biodiversity & Conservation**. (12):2255-2277. 2003. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1024593414624>

MORRISON, I. K.; FOSTER, N. W. Effect of nitrogen, phosphorus and magnesium fertilizers on growth of a semimature jack pine forest, northwestern Ontario. **The Forestry Chronicle**, v. 71, n. 4, p. 422–425, 1995. Disponível em: <https://pubs.cif-ifc.org/doi/abs/10.5558/tfc71422-4>

MOSER, P. et al. Tree Species Distribution along Environmental Gradients in an Area Affected by a Hydroelectric Dam in Southern Amazonia. **Biotropica**, v. 46, n. 3, p. 367–376, 2014. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/btp.12111>

NEKOLA, J. C.; BROWN, J.H. The wealth of species: Ecological communities, complex systems and the legacy of Frank Preston. **Ecology Letters**, v.10, n. 3, p. 188–196, 2007. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2006.01003.x>

NEKOLA, J. C.; WHITE, P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**, v.26, n.4, p. 867–878, 1999. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>

NOE, G. B. et al. Watershed and Estuarine Controls Both Influence Plant Community and Tree Growth Changes in Tidal Freshwater Forested Wetlands along Two U.S. Mid-Atlantic Rivers. **Forests**, v. 12, n. 9, p. 1–22, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/f12091182>

OLIVARES, I. et al. Effects of warming and drought on the vegetation and plant diversity in the Amazon basin. **Botanical Review**, p. 5–24, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s12229-014-9149-8>

OLIVEIRA-FILHO, A. T. Composição florística e estrutura comunitária da floresta de galeria do córrego da paciência, Cuiabá, (MT). **Acta Botânica Brasileira**. 3(1), p. 91-112. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0102-33061989000100004>

PAIXÃO, E. C. et al. More than light: Distance-dependent variation on riparian fern community in Southern Amazonia. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 36, n. 1, p. 25–30, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s40415-013-0003-8>

PERES-NETO, P. R.; LEGENDRE, P.; DRAY, S.; BORCARD, D. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. **Ecology**, 87(10), p. 2614-2625. 2006. Disponível em: [http://www.numericalecology.com/Reprints/Peres\\_Neto\\_et\\_al\\_2006\\_with\\_app.pdf](http://www.numericalecology.com/Reprints/Peres_Neto_et_al_2006_with_app.pdf)

R CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2025. Disponível em: <https://www.R-project.org>.

RICKLEFS, R. E.; FANGLIANG, H. E. Region effects influence local tree species diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, n. 3, p. 674–679, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1523683113>

RODRIGUES, J. R.; SOLANDER, K. C.; CROPPER, S. et al. Soil water percolation and nutrient fluxes as a function of topographical, seasonal and soil texture variation in Central Amazonia, Brazil. *Hydrological Processes*, v. 38, p. 1-20, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/hyp.15148>

ROSAN, T. M. et al. Synthesis of the land carbon fluxes of the Amazon region between 2010 and 2020. **Communications Earth and Environment**, v. 5, n. 1, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01205-0>

RUBIO, V. E.; SWENSON, N. Functional groups, determinismo and dynamics of a tropical forest. **Journal of Ecology**. 2022-110, p. 185-196, 2021. Disponível em: [https://www.researchgate.net/publication/355491334\\_Functional\\_groups\\_determinism\\_and\\_the\\_dynamics\\_of\\_a\\_tropical\\_forest](https://www.researchgate.net/publication/355491334_Functional_groups_determinism_and_the_dynamics_of_a_tropical_forest)

SALES, M. C. G. et al. Seasonality, Soil Attributes and Root Biomass in Cerrado, Cerradão and Forest Environments, Western Amazon. **Bioscience Journal**, v. 38, p. 1–15, 2022. Disponível em: <https://seer.ufu.br/index.php/biosciencejournal/article/view/53707>

SANTOS, P. M. **Topografia e solo definindo a vegetação em escala local no ecótono Cerrado-Floresta Amazônica**. Dissertação (Mestrado), Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Maranhão, 56p. 2017. Disponível em: <https://tedebc.ufma.br/jspui/handle/tede/2271>

SCHIETTI, Juliana et al. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. **Plant Ecology and Diversity**, v. 7, n. 1–2, p. 241–253, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.783642>

SEKI, M. S. et al. Influência de variáveis ambientais sobre a estrutura de floresta em toposeqüência adjacente a reservatório hidrelétrico em Bituruna/PR. **Revista de Estudos Ambientais**. v.23, n.2, p.47-63, 2021. Disponível em: <https://proxy.furb.br/ojs/index.php/rea/article/view/10268>

SIDDIQUE, I. et al. Nitrogen and phosphorus additions negatively affect tree species diversity in tropical forest regrowth trajectories. **Ecology**, v. 91, n. 7, p. 2121–2131, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1890/09-0636.1>

SILVA, J. G.; VIEIRA, T. B.; MEWS, H. A. Fine-scale effect of environmental variation and distance from watercourses on pteridophyte assemblage structure in the western Amazon. **Folia Geobotanica**, v. 56, n. 1, p. 69–80, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s12224-021-09390-y>

SILVEIRA, R. L. V. A.; HIGASHI, E. N. Aspectos nutricionais envolvidos na ocorrência de doenças com ênfase para o eucalipto. **Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais**, n. 200, p. 01-13, 2003. Disponível em: <https://www.ipef.br/publicacoes/ctecnica/nr200.pdf>

SILVER, W., NEFF, J., MCGRODDY, M. et al. Effects of Soil Texture on Belowground Carbon and Nutrient Storage in a Lowland Amazonian Forest Ecosystem. **Ecosystems**, n. 3, p. 193–209, 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s100210000019>

SOUZA, Josival Santos et al. Análise das variações florísticas e estruturais da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua às margens do rio Capivari, Lavras-MG. **Revista Árvore**, v. 27, n. 2, p. 185–206, 2003. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rarv/a/MfBDdYjGJfzNR5Xtr5Y7VBz/>

TAMBOSI, L. R. et al. Funções eco-hidrológicas das florestas nativas e o Código Florestal. **Estudos Avançados**. 29 (84), p. 151-162. 2015. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/ea/a/vMhK9xjGrjyLMXgBcwmSM7Q/?lang=pt>

TER STEEGE, HANS et al. Mapping density, diversity and species-richness of the Amazon tree flora. **Communications Biology**, v. 6, n. 1, p. 1–14, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s42003-023-05514-6>

\_\_\_\_\_. Towards a dynamic list of Amazonian tree species. **Scientific Reports**. 1-5, 2019. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-019-40101-y>

\_\_\_\_\_. The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. **Scientific Reports**. p. 1-15, 2016. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/srep29549>

\_\_\_\_\_. PITMAN, N. C. A.; SABATIER, S. A spatial model of tree a-diversity and tree density for the Amazon Region. *Biodiversity & Conservation*, v. 12, p. 2255–2277, 2003. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1024593414624>

THANDAPANI, V. Nutrient content of nitrogen, phosphorus, potassium, calcium and magnesium in greengram (*vigna radiata* (L) wilczek) at different growth stages in relation to yield. *Madras Agricultural Journal*, v. 72, n.6, p. 305-310, 1985. Disponível em: [https://masujournal.org/view\\_archive\\_journal.php?id=3992](https://masujournal.org/view_archive_journal.php?id=3992).

TOLEDO, José Julio et al. Soil controls biomass and dynamics of an Amazonian forest through the shifting of species and traits. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 40, n. 2, p. 451–461, 2017. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s40415-016-0351-2>

TRIPLER, C. E. et al. Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. *Ecology Letters*, v. 9, n. 4, p. 451–466, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00891.x>

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science*, v. 299, n. 5604, p. 241–244, 2003. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1078037>

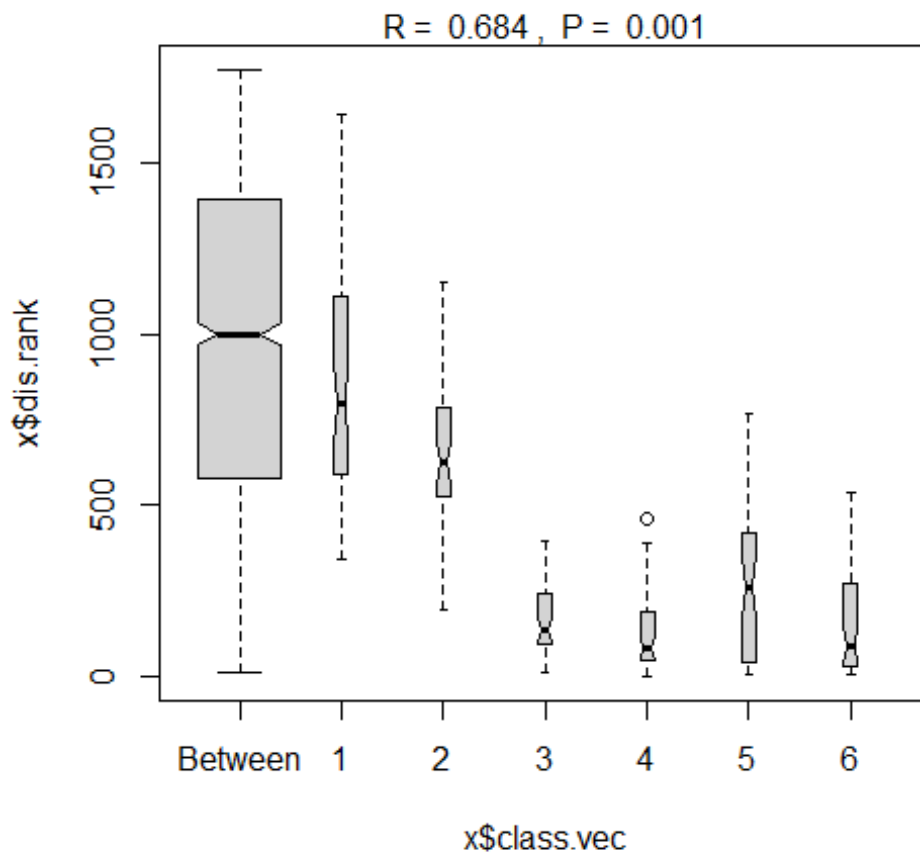
TUOMISTO, H. et al. A compositional turnover zone of biogeographical magnitude within lowland Amazonia. *Journal of Biogeography*. p.1-12, 2016. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jbi.12864>

\_\_\_\_\_. Dissecting Amazonian Biodiversity. *Science*, 269: 63-66, 1995. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17787706/>

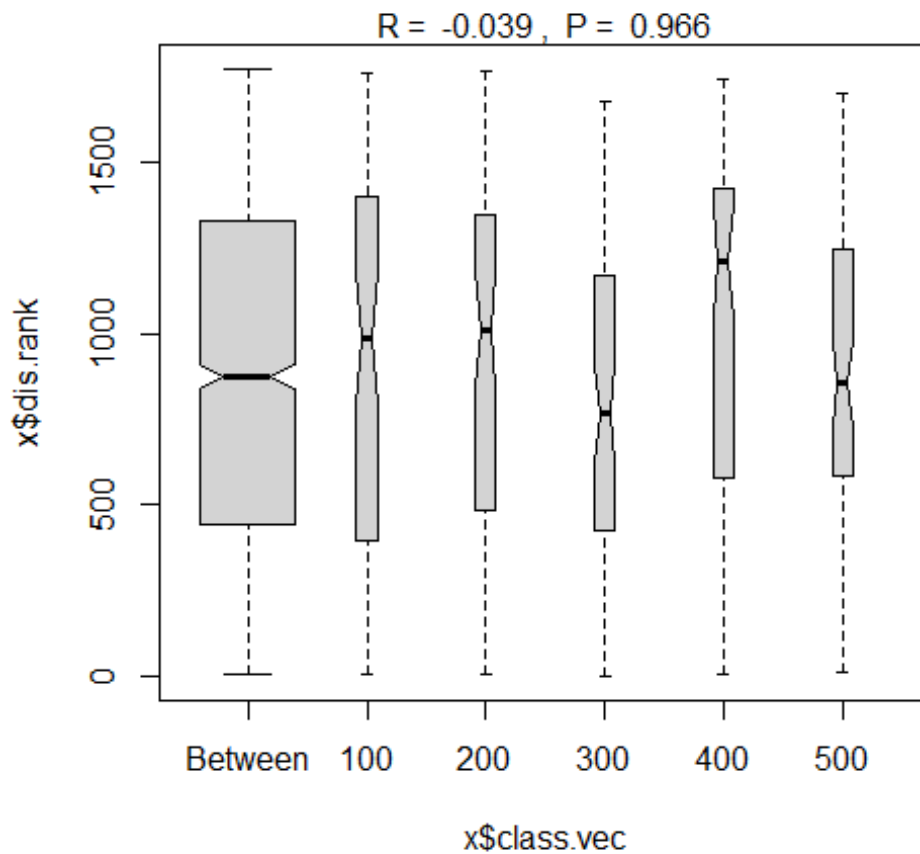
WITTMANN, A.D.O., LOPES, A., CONSERVA, A.D.S., WITTMANN, F., PIEDADE, M.T.F. Seed Germination and Seedling Establishment of Amazonian Floodplain Trees. In: JUNK, W., PIEDADE, M., WITTMANN, F., SCHÖNGART, J., PAROLIN, P. (eds) Amazonian Floodplain Forests. *Ecological Studies*, vol 210. 2010. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6\\_13](https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_13)

## APÊNDICES

APÊNDICE 1 — Diferenças entre grupos de módulos em relação à composição de espécies arbóreas usando o teste ANOSIM. O valor de  $p$  no nível de significância indica que os grupos são diferentes entre si. O eixo X apresenta as classes dos vetores dos módulos 1 a 6 e o eixo Y apresenta o ranking de dissimilaridade.



APÊNDICE 2 — Diferenças entre grupos de distância do rio em relação à composição de espécies arbóreas usando o teste ANOSIM. O valor de  $p$  no nível de significância indica que os grupos não são diferentes entre si. O eixo X apresenta as classes dos vetores da distância do rio variando de 100 a 500 metros e o eixo Y apresenta o ranking de dissimilaridade.



## APÊNDICE 3 — Relação positiva entre abundância (número de indivíduos) e riqueza.

