

ECOLOGIA E ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE UMA FLORESTA
MONODOMINANTE NA AMAZÔNIA

LIDIANY CAMILA DA SILVA CARVALHO

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES

JUNHO DE 2014

ECOLOGIA E ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE UMA FLORESTA MONODOMINANTE NA AMAZÔNIA

LIDIANY CAMILA DA SILVA CARVALHO

Tese apresentada ao Centro de Biociência
e Biotecnologia da Universidade Estadual
do Norte Fluminense como parte das
exigências para a obtenção do título de
Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Trindade Nascimento

Co-orientador: Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa

Campos dos Goytacazes

Junho de 2014

FICHA CATALOGRÁFICA
Preparada pela Biblioteca do Centro de Biociências e Biotecnologia
da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

570 / 2014

Carvalho, Lidiany Camila da Silva
Ecologia e estrutura filogenética de uma floresta monodominante na
Amazônia / Lidiany Camila da Silva Carvalho. -- Campos dos Goytacazes,
2014.

xx, 188f. : il.

Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de Biociências e
Biotecnologia. Laboratório de Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ecologia de Organismos

Orientador: Nascimento, Marcelo Trindade

Bibliografia: f. 150-183

1. Monodominância 2. Sementes 3. *Peltogyne gracilipes*
4. Dinâmica 5. Seca I. Universidade Estadual do Norte Fluminense
Darcy Ribeiro II. Título

577
C331e

ECOLOGIA E ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE UMA FLORESTA
MONODOMINANTE NA AMAZÔNIA

LIDIANY CAMILA DA SILVA CARVALHO

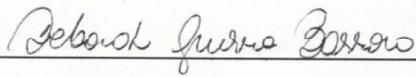
“Tese apresentada ao Centro de
Biociência e Biotecnologia da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense como parte das
exigências para a obtenção do título
de Doutor em Ecologia e Recursos
Naturais”.

Aprovado em 13/06/2014

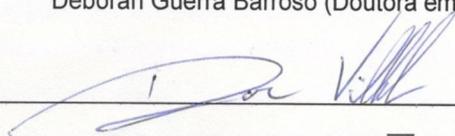
Comissão Examinadora:



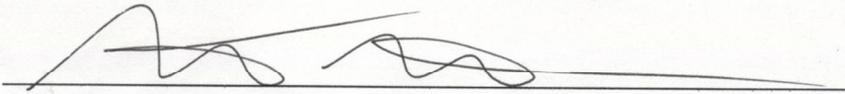
Kyle Dexter (Doutor em Ecologia) – Edinburgh University



Deborah Guerra Barroso (Doutora em Produção Vegetal) - UENF



Dora Maria José Villela (Doutora em Ecologia) - UENF



Marcelo Trindade Nascimento (Doutor em Ecologia) – UENF
(Orientador)

*Dedico aos meus entes queridos que partiram
ao longo desses quatro anos sem que eu
pudesse ao menos me despedir
(Vô Zé, Vó Terezinha, Sr. Homero, Tio Francisco e Toquinho)*

Saudade!

AGRADECIMENTOS

A concretização desse importante passo da minha carreira acadêmica só foi possível porque tive a colaboração e o apoio incondicional de muitas pessoas. Então expresso aqui o meu mais sincero agradecimento ao meu orientador prof. Marcelo Trindade Nascimento e co-orientador Reinaldo Imbrozio Barbosa pelos muitos ensinamentos e incentivos que me deram. Aos meus colaboradores Celso Morato de Carvalho (INPA – Roraima), Carolina Wolkmer Castilho (EMBRAPA – Roraima), Dora Maria Villela (UENF), James Ratter (RBGE), Jerri Édson Zilli (EMPRABA-Roraima), José Oscar Smiderle (EMBRAPA – Roraima), Kyle Dexter (Edinburgh University) e Toby Pennington (RBGE).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível superior (CAPES) pela concessão das bolsas de doutorado e PDSE.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense e a Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pela oportunidade de realização desse trabalho.

Ao ICMBio pela licença concedida para a pesquisa e por todo suporte logístico que a equipe do ICMBio – ESEC Maracá me disponibilizou.

Aos meus ajudantes de coleta de dados em Maracá Jerry, Sidney, Ricardinho, e aos cuidadores da ESEC da ESEC Maracá: Guerreiro, D. Leonara e Sr. Dilson mais que ajudantes, vocês foram meus anjos da guarda e obrigada por me ensinarem um pouco sobre a cultura macuxi. Ao Sr. Heleno motorista do INPA sempre pronto a me levar para minhas sagas em Maracá.

Aos meus amigos acadêmicos de Boa Vista Rox, Maria Aparecida, Paulo Barni, Priscila, Pollyana, Larisa, Daniel Luiz e aos que encontrei na Escócia, Lili, Tatá, Flávia, Carmen, Allan, Roosevelt, Karina, Louise, Ravier, Rutwijn, Eugenio e Pedro Eisenlorh pelo companheirismo, discussões científicas e também pelas conversas banais que nos ajudam a manter a sanidade.

Aos meus pais Luiz e Lúcia, minhas irmãs Lila e Ana Gabriela e ao meu bem Douglas, pelo apoio, carinho, paciência, compreensão e por terem partilhado das rosas e dos espinhos que encontrei pelo caminho. Amo vocês!

E por fim agradeço a Deus pelas oportunidades que me foram concedidas, por ter guardado minha vida e por ter destinado pessoas tão especiais que de alguma forma contribuíram para que eu pudesse concluir esse trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	IX
LISTA DE FIGURAS	XI
LISTA DE ABREVIATURAS.....	XV
RESUMO	XVIII
ABSTRACT	XX
1 INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2 CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE MONODOMINANTE <i>Peltogyne gracilipes</i>	8
3 ÁREA DE ESTUDO	10
3.1 Descrição da Ilha de Maracá.....	10
3.2 Histórico de ocupação humana na Ilha de Maracá	11
3.3 Clima	11
3.4 Geomorfologia e solo	13
3.5 Vegetação	14
4 CAPÍTULO I	
GERMINAÇÃO E ESTABELECIMENTO DE <i>Peltogyne gracilipes</i> EM FUNÇÃO DO TAMANHO DA SEMENTE	18
RESUMO	19
4.1 INTRODUÇÃO	21
4.2 MATERIAL E MÉTODOS	24
4.2.1 Descrição da área de estudo	24
4.2.2 Coleta e triagem das sementes.....	24
4.2.3 Caracterização morfométrica das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i>	25
4.2.4 Teor de água das sementes.....	26
4.2.5 Avaliação da absorção de água e germinação das sementes	26
4.2.6 Germinação das sementes em laboratório.....	27
4.2.7 Avaliação da influência do tamanho da semente no desenvolvimento inicial das plântulas em casa de vegetação	27
4.2.8 Predação e germinação das sementes no campo	28
4.2.9 Estabelecimento de plântulas no campo.....	29
4.2.10 Análise dos dados	30
4.3 RESULTADOS	31
4.3.1 Biometria das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i>	31
4.3.2 Umidade inicial e absorção de água pelas sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i>	33

4.3.3	Germinação das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i> em laboratório.....	35
4.3.4	Influência do tamanho da semente no desenvolvimento inicial de plântulas de <i>Peltogyne gracilipes</i>	36
4.3.5	Predação das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i>	37
4.3.6	Estabelecimento de plântulas de <i>Peltogyne gracilipes</i> no campo.....	38
4.4	DISCUSSÃO.....	40
4.4.1	Biometria das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i>	40
4.4.2	Embebição de água pelas sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i>	41
4.4.3	Germinação das sementes em laboratório.....	43
4.4.4	Predação, remoção e germinação das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i> no campo.....	43
4.4.5	Desenvolvimento inicial de <i>Peltogyne gracilipes</i>	46
4.4.6	Implicações das características das sementes e da germinação de <i>Peltogyne gracilipes</i> sobre a monodominância da espécie.....	48
4.5	CONCLUSÕES.....	50
5	CAPÍTULO II	
	EFEITO DA SECA NA COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA, ESTRUTURA DA COMUNIDADE ARBÓREA E NA DINÂMICA DE UMA FLORESTA AMAZÔNICA MONODOMINANTE E DAS FLORESTAS MISTAS ADJACENTES.....	52
	RESUMO.....	53
5.1	INTRODUÇÃO.....	55
5.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	57
5.2.1	Área de estudo.....	57
5.2.2	Análise da ocorrência de secas em Maracá.....	58
5.2.3	Amostragem e coleta de dados.....	58
5.2.4	Análises dos dados da dinâmica da comunidade e das populações nas FRP, FPP e FSP.....	59
5.2.5	Taxa de crescimento das árvores.....	61
5.2.6	Variação na biomassa.....	62
5.2.7	Dinâmica das populações.....	62
5.3	RESULTADOS.....	63
5.3.1	Identificação dos períodos secos por meio do déficit hídrico na região da Ilha de Maracá.....	63
5.3.2	Variação na estrutura e composição florística.....	64
5.3.3	Ordenação das parcelas (DCA).....	74
5.3.4	Dinâmica das comunidades arbóreas.....	76
5.3.5	Taxa de crescimento das árvores.....	83
5.3.6	Biomassa aérea.....	85
5.3.7	Dinâmica de populações.....	88
5.4	DISCUSSÃO.....	97
5.4.1	Variação climática entre os intervalos 1991- 2003 e 2003 - 2011.....	97
5.4.2	Mudanças na estrutura da floresta e na composição florística.....	98
5.4.3	Dinâmica da comunidade, taxa de crescimento e mudança na biomassa aérea.....	100

5.4.4	Dinâmica e Taxa de crescimento das populações	102
5.4.5	Efeitos da seca sobre as florestas em Maracá.....	104
5.5	CONCLUSÃO.....	106
6	CAPÍTULO III	
	ESTRUTURA FILOGENÉTICA DA COMUNIDADE ARBÓREA DA FLORESTA MONODOMINANTE DE PELTOGYNE E DAS FLORESTAS MISTAS NA ILHA DE MARACÁ.....	108
	RESUMO	109
6.1	INTRODUÇÃO	111
6.2	MATERIAL E MÉTODOS	114
6.2.1	Área de estudo.....	114
6.2.2	Coleta dos dados	114
6.2.3	Análise filogenética da comunidade.....	115
6.2.4	Construção da árvore filogenética da comunidade	116
6.2.5	Estrutura filogenética da comunidade	116
6.2.6	Efeito da elevada dominância de <i>Peltogyne gracilipes</i> na diversidade e estrutura filogenética da FRP.....	119
6.2.7	Índice de supressão na FRP.....	119
6.2.8	Caracterização das espécies	120
6.3	RESULTADOS	121
6.3.1	Esforço amostral	121
6.3.2	Composição florística.....	121
6.3.3	Estrutura filogenética.....	123
6.3.4	Índice de supressão por <i>Peltogyne gracilipes</i>	128
6.3.5	Caracterização das principais espécies favorecidas e suprimidas por <i>Peltogyne gracilipes</i>	131
6.4	DISCUSSÃO	134
6.4.1	Estrutura filogenética das comunidades arbóreas em Maracá.....	134
6.4.2	Mecanismos ecológicos associados à estrutura filogenética das comunidades arbóreas em Maracá.....	135
6.4.3	Caracterização das espécies suprimidas e favorecidas na FRP.....	137
6.4.4	Implicações da monodominância de <i>Peltogyne gracilipes</i> na estrutura filogenética agrupada.....	140
6.5	CONCLUSÃO.....	141
7	DISCUSSÃO GERAL.....	142
8	CONSIDERAÇÕES FINAIS	148
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	150
	ANEXOS.....	184

LISTA DE TABELAS

INTRODUÇÃO GERAL

Tabela 1.1 Espécies monodominantes clássicas descritas em florestas tropicais e suas distribuições geográficas e família botânica. Adaptado de Peh <i>et al.</i> (2011a).....	2
---	---

CAPÍTULO I - Germinação e estabelecimento de *Peltogyne gracilipes* em função do tamanho da semente

Tabela 4.1 Valores médios, máximos e mínimos da massa e das dimensões (comprimento, largura e espessura) das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i> dos lotes 1, 2 e 3, coletadas respectivamente no início (fevereiro), meio (março) e fim (abril) da dispersão das sementes em 2011, na Ilha de Maracá, Roraima. As médias foram comparadas por análise de variância ANOVA e pós teste de Tukey ($\alpha = 5\%$).	32
Tabela 4.2 Parâmetros avaliados no desenvolvimento inicial de plântulas de <i>Peltogyne gracilipes</i> proveniente de sementes pequenas e grandes cultivados por 20 dias em casa de vegetação.	37
Tabela 4.3 Média (\pm desvio padrão) dos parâmetros utilizados para avaliar o estabelecimento inicial de duas coortes de plântulas de <i>Peltogyne gracilipes</i> recrutadas em março de 2011 (coorte 1) e em abril de 2011 (coorte 2) e acompanhadas por 18 meses na Ilha de Maracá, Roraima.....	39

CAPÍTULO II - Efeito da seca na composição florística, estrutura da comunidade arbórea e na dinâmica de uma floresta Amazônica monodominante e da floresta mista adjacente

Tabela 5.1 Valores médios (\pm D.P.) dos parâmetros fitossociológicos avaliados nas Floresta Rica em <i>Peltogyne</i> (FRP), Floresta Pobre em <i>Peltogyne</i> (FPP), Floresta sem <i>Peltogyne</i> (FSP), na Estação Ecológica de Maracá, Roraima. Dados foram obtidos de inventários realizados nessas florestas em 1991, 2003, 2011. Os valores médios de cada inventário foram comparados entre as florestas para cada inventário e entre inventários para cada floresta, por meio de análise de variância de um fator com medida repetida (ANOVA) ($P > 0.05$).....	66
Tabela 5.2 Valores de número de indivíduos (N), área basal (AB) em m ² e índice de valor de cobertura (IVC) para as 10 espécies mais importante amostradas em três tipos florestais da Ilha de Maracá, Roraima. As espécies estão ranqueadas pelo IVC.	70
Tabela 5.3 Valores médios de biomassa acima do solo e de mudança da biomassa em entre os intervalos 1991-2003, 2003-2011 e 1991-2011 na Floresta Rica em <i>Peltogyne</i> , Floresta Pobre em <i>Peltogyne</i> e Floresta Sem <i>Peltogyne</i> da Ilha de Maracá, Roraima.	87
Tabela 5.4 Relação das espécies com mais de 5 indivíduos no inventário de 1991 nas parcelas das Florestas Rica em <i>Peltogyne</i> , Pobre em <i>Peltogyne</i> e Sem <i>Peltogyne</i> , da Ilha de Maracá, Roraima, e seus respectivos diâmetro médio à	

altura do peito (DAP - 1.30 m do solo), crescimento em DAP (mm.ano^{-1}), taxas de crescimento em relação ao DAP (Tx. de cresc. $\% \text{ano}^{-1}$), recrutamento, mortalidade anuais para o intervalo 1991-2011.....91

CAPÍTULO III - Estrutura filogenética da comunidade arbórea da floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* e da floresta mista na Ilha de Maracá.

Tabela 6.1 Caracterização das 20 principais espécies arbóreas favorecidas na Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP) na Ilha de Maraca, Roraima, ordenadas pelos menores valores de índice de supressão por *Peltogyne gracilipes*, quanto a altura potencial (m), estrato do dossel (Em – emergentes, Dos – dossel, Sub – subdossel), densidade da madeira, dispersão (Biótica e Abiótica) e os biomas brasileiros onde essas espécies ocorrem (Amazônia – Am, Mata Atlântica - At, Cerrado – Ce, Caatinga – Ca, Chaco – Ch).132

Tabela 6.2 Caracterização das 20 principais espécies suprimidas na Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP), Ilha de Maraca, Roraima, ordenadas pelos maiores valores de índice de supressão por *Peltogyne gracilipes* quanto à altura potencial (m), estrato do dossel (Em – emergentes, Dos – dossel, sub – subdossel), densidade da madeira (m), estrato do dossel (Em – emergentes, Dos – dossel, sub – subdossel), densidade da madeira, dispersão (Biótica e Abiótica) e os biomas brasileiros onde essas espécies ocorrem (Amazônia – Am, Mata Atlântica - At, Cerrado – Ce, Caatinga – Ca, Chaco – Ch). 133

LISTA DE FIGURAS

CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

- Figura 3.1 Mapa indicando a localização da Estação Ecológica (ESEC) Maracá, no rio Uraricoera, estado de Roraima. A vegetação de coloração verde corresponde as florestas e a de coloração vermelha as vegetações abertas de cerrado, localmente conhecida como lavrado.....10
- Figura 3.2 Precipitação média mensal na Ilha de Maracá baseada na série histórica de 1980-2000. Dados coletados na estação agrometeorológica da Estação Ecológica de Maracá.13
- Figura 3.3 Diferentes fisionomias vegetais encontradas na Estação Ecológica de Maracá. A) Manchas de vegetação aberta tipo campina, B) vegetação aquática C) Floresta Estacional Semidecidual com elevada dominância de *Peltogyne gracilipes* (Indivíduos emergentes de coloração acinzentadas), D) Florestas ombrófilas, E) Savana e F) Vereda com a presença característica de gramíneas e da palmeira *Mauritia flexuosa*. Fonte: Acervo fotográfico da Estação Ecológica de Maracá.16
- Figura 3.4 Mapa com a distribuição das principais coberturas vegetais da porção centro-leste da Ilha de Maracá, Roraima. Manchas em verde claro correspondem a floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes*. (Fonte: Fragoso *et al.*, 2003).....17

CAPITULO I - Germinação e estabelecimento de *Peltogyne gracilipes* em função do tamanho da semente

- Figura 4.1 Precipitação mensal acumulada para o ano de 2011 e período de coleta dos lotes de sementes de *Peltogyne gracilipes* 1, 2 e 3. Os dados utilizados da estação agrometeorológica de Maracá foram obtidos na plataforma SINDA – INPE.25
- Figura 4.2 Processo de medição das sementes de *Peltogyne gracilipes* com auxílio do paquímetro digital. A) comprimento, B) largura e C) diâmetro das sementes.26
- Figura 4.3 Gride de parcelas permanentes do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) na Ilha de Maracá, com as trilhas de acesso, cota altimétrica e as parcelas utilizadas para representar a Floresta rica em *Peltogyne* (preto), Floresta pobre em *Peltogyne* (laranja) e Floresta sem *Peltogyne* (vermelho) onde foram alocados os experimentos de predação de sementes de *Peltogyne gracilipes*. (<http://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca>).29
- Figura 4.4 Variação no tamanho e formato das sementes sadias de *Peltogyne gracilipes* coletadas na Ilha de Maracá, Roraima, entre os meses de fevereiro e abril de 2011.31
- Figura 4.5 Distribuição das sementes de *Peltogyne gracilipes* em função da massa (g) e da área (mm²). As sementes foram coletas na Ilha de Maracá Roraima. O lote 1 coletado em fevereiro/2011, lote 2 em março/2011 e lote 3 em abril/2011.32

Figura 4.6 Distribuição do percentual das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i> do lote 1 coletado em fevereiro/2011, lote 2 em março/2011 e lote 3 em abril/2011, coletadas na Ilha de Maracá, Roraima, em classes de tamanho. Pequenas (≤ 0.35 g), médias (> 0.35 e < 0.60 g) e grandes (≥ 0.60 g).....	33
Figura 4.7 Curva de absorção de água baseado no aumento de massa (%) em relação ao peso inicial das sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i> . A) Comparação entre sementes grandes (\blacktriangle) e pequenas (\blacksquare) de em papel. B) Comparação entre sementes grandes (\blacklozenge) e pequenas (\bullet) em água. C) Comparação de sementes grandes em papel (\blacktriangle) e em imersão em água (\blacklozenge). D) Comparação de sementes pequenas em papel (\blacksquare) e em imersão em água (\bullet).....	34
Figura 4.8 Porcentagem de germinação de sementes grandes (≥ 0.65 g) e pequenas (≥ 0.35 g) de <i>Peltogyne gracilipes</i> em cada dia de avaliação.	35
Figura 4.9 Boxplot do número de sementes grandes e pequenas germinadas de <i>Peltogyne gracilipes</i> em papel umedecido (N = 4).....	36
Figura 4.10 Porcentagem de sementes de <i>Peltogyne gracilipes</i> que foram predadas, removidas, atacadas por fungos, germinaram ou permaneceram intactas na Floresta rica em Peltogyne (A), Floresta pobre em Peltogyne (B) e Floresta sem Peltogyne (C) na Ilha de Maracá, Roraima	38
Figura 4.11 Taxa de sobrevivência média (\pm desvio padrão) das plântulas de <i>Peltogyne gracilipes</i> das coortes recrutadas em março/2011(1) e em abril de 2011 (2) ao longo de 18 meses. A) Floresta Rica em Peltogyne e B) Floresta Pobre em Peltogyne da Ilha de Maracá.....	39

CAPÍTULO II - Efeito da seca na composição florística, estrutura da comunidade arbórea e na dinâmica de uma floresta Amazônica monodominante e da floresta mista adjacente

Figura 5.1 Diferença do déficit hídrico mensal acumulado (DHMA = mês do ano – média de cada mês ao longo do período em mm), para o município de Boa Vista (RR), entre os anos 1966 a 2011.....	64
Figura 5.2 Curva de rarefação com valores médios de riqueza de espécies arbóreas ($\pm 95\%$ envelope de confiança - linhas pontilhadas) para três tipos de floresta da Ilha de Maracá, Roraima. A) Floresta rica em Peltogyne, B) Floresta pobre em Peltogyne e C) Floresta sem Peltogyne.....	67
Figura 5.3 Distribuição diamétrica das árvores vivas/ha com DAP ≥ 10 cm dos inventários realizados em 1991, 2003 e 2011, em três tipos florestas na Ilha de Maracá, Roraima. A) Floresta Rica em Peltogyne, B) Floresta Pobre em Peltogyne e C) Floresta Sem Peltogyne.....	73
Figura 5.4 Análise de correspondência retificada (DCA) da área basal das 15 espécies arbóreas mais abundantes nas parcelas das Floresta Rica em Peltogyne (FRP1, FRP2 e FRP3), Floresta Pobre em Peltogyne (FPP1, FPP2 e FPP3) e Floresta sem Peltogyne (FSP1, FSP2, FSP3). A) inventário de 1991, B) inventário 2003 e C) inventário de 2011. O símbolo + representa as espécies e \blacktriangle as parcelas.	75
Figura 5.5 Taxas de dinâmica (mortalidade, recrutamento, ganho e perda em área basal em %ano ⁻¹) das florestas na Ilha de Maracá, Roraima. A) Floresta Rica em	

Peltogyne, B) Floresta Pobre em Peltogyne e C) Floresta Sem Peltogyne, para os intervalos 1991-2003, 2003-2003-2011 e 1991-2011.	78
Figura 5.6 Porcentagem relativa de árvores mortas pelo número de árvores vivas por classe diamétrica para os intervalos de 1991-2003 (■) e 2003-2011 (■). A) Floresta Rica em Peltogyne, B) Floresta Pobre em Peltogyne e C) Floresta Sem Peltogyne da Ilha de Maracá, Roraima.	80
Figura 5.7 Porcentagem relativa de árvores mortas pelo número de árvores vivas por classes diamétricas das dez espécies com maiores valores de IVC em 1991 para os intervalos de 1991-2003, 2003-2011 na Floresta Rica em Peltogyne, da Ilha de Maracá, Roraima.	81
Figura 5.8 Porcentagem relativa de árvores mortas pelo número de árvores vivas por classes diamétricas das dez espécies com maiores valores de IVC em 1991 para os intervalos de 1991-2003, 2003-2011 na Floresta Pobre em Peltogyne, da Ilha de Maracá, Roraima.	82
Figura 5.9 Porcentagem relativa de árvores mortas pelo número de árvores vivas por classes diamétricas das dez espécies com maiores valores de IVC em 1991 para os intervalos de 1991-2003, 2003-2011 na Floresta Sem Peltogyne, da Ilha de Maracá, Roraima. <i>Himathantus articulatus</i> , <i>Pouteria hispida</i> , <i>Simarouba amara</i> e <i>Brosimum lactescens</i> não tiveram indivíduos mortos na FSP no período analisado.	83
Figura 5.10 Crescimento em DAP (cm.ano ⁻¹) (média ± desvio padrão) para a Floresta Rica em Peltogyne (FRP), Florestas Pobre em Peltogyne e Floresta Sem Peltogyne (FSP) na Ilha de Maracá, Roraima, para os intervalos entre 1991-2003 e 2003-2011. As médias foram comparadas por meio de Anova com interação entre fatores e pelo pós-teste de Tukey a 5% de significância.	84
Figura 5.11 Variação no crescimento em DAP (diâmetro medido à 1.30m do solo) (média ± desvio padrão) das árvores < 10 cm nas florestas na Ilha de Maracá entre as classes de diâmetro (10-20 cm, 20-30 cm, 30-40 cm, 40-50 cm, 50-60 cm e < 60 cm) e os intervalos (1991-2003 e 2003-2011). As médias foram comparadas por meio de Anova com interação entre fatores e pelo pós-teste de Tukey a 5% de significância.	85
Figura 5.12 Distribuição das taxas de crescimento em DAP (%ano ⁻¹), mortalidade (%ano ⁻¹) e recrutamento (%ano ⁻¹) das populações com N ≥ 5 indivíduos nos inventários realizados em 1991, 2003 e 2011 na Floresta Rica em Peltogyne na Ilha de Maracá, Roraima. Espécies destacadas em vermelho tiveram maior taxa de crescimento no intervalo de 1991-2003 (barra preta) em relação a 2003-2011 (barra cinza).	94
Figura 5.13 Distribuição das taxas de crescimento em DAP (%ano ⁻¹), mortalidade (%ano ⁻¹) e recrutamento (%ano ⁻¹) das populações com N ≥ 5 indivíduos nos inventários realizados em 1991, 2003 e 2011 na Floresta Pobre em Peltogyne na Ilha de Maracá, Roraima. Espécies destacadas em vermelho tiveram maior taxa de crescimento no intervalo de 1991-2003 (barra preta) em relação a 2003-2011 (barra cinza).	95
Figura 5.14 Distribuição das taxas de crescimento em DAP (%ano ⁻¹), mortalidade (%ano ⁻¹) e recrutamento (%ano ⁻¹) das populações com N ≥ 5 indivíduos nos inventários realizados em 1991, 2003 e 2011 na Floresta Sem Peltogyne na Ilha de Maracá, Roraima. Espécies destacadas em vermelho tiveram maior taxa de	

crescimento no intervalo de 1991-2003 (barra preta) em relação a 2003-2011 (barra cinza).....96

CAPÍTULO III- Estrutura filogenética da comunidade arbórea da floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* e da floresta mista na Ilha de Maracá

- Figura 6.1 Curva de rarefação baseada na amostragem da vegetação realizado entre (1987 e 1992), expressas como o acúmulo no número médio de espécies arbóreas por número de parcelas (\pm desvio padrão da média, calculado a partir das permutações). 121
- Figura 6.2 Boxplot mostrando a variação na abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* entre as Floresta sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP), na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores \geq 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992. 122
- Figura 6.3 (A) Boxplot da variação na riqueza de espécies arbóreas entre as Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B): Relação entre a riqueza de espécies e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores \geq 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992. 122
- Figura 6.4 (A) Boxplot da variação na diversidade filogenética de espécies arbóreas entre as Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B). Regressão linear entre a diversidade filogenética e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores \geq 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992. 123
- Figura 6.5 Regressão linear entre diversidade filogenética e riqueza de espécies das comunidades arbóreas da Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores \geq 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992..... 124
- Figura 6.6 (A) Boxplot da variabilidade filogenética de espécies arbóreas entre as Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B) Regressão linear entre a variabilidade filogenética e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores \geq 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992. 124
- Figura 6.7 (A) Boxplot da riqueza filogenética de espécies arbóreas das Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B) Regressão linear entre a riqueza filogenética e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores \geq 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992..... 125
- Figura 6.8(A) Média do índice de equabilidade filogenética das espécies arbóreas (\pm desvio padrão da média) na Floresta sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B) Relação entre índice equabilidade filogenética e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima..... 125

- Figura 6.9 (A) Boxplot da distância média filogenética das espécies arbóreas (par-a-par) das Florestas pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP), Floresta rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP) e Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP). (B) Regressão linear entre a distância média filogenética (par-a-par) e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992..... 126
- Figura 6.10 (A). Boxplot da distância filogenética média (par-a-par) padronizada pelo desvio padrão, das espécies arbóreas nas Florestas pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP), Floresta rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP) e Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP). (B) Regressão linear entre a distância filogenética média (par-a-par) padronizada e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992. 127
- Figura 6.11 (A) Boxplot da distância filogenética média do táxon mais próximo padronizada pelo desvio padrão para as espécies arbóreas nas Florestas pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP), Floresta rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP) e Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP). (B) Regressão linear entre a distância filogenética média do táxon mais próximo padronizada pelo desvio padrão e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992..... 128
- Figura 6.12 Regressão linear entre os parâmetros filogenéticos para a comunidade arbórea (diversidade, variabilidade, riqueza e equabilidade) e a abundância relativa de *Ecclinusa guianensis*, *Pradosia surinamensis*, *Lecythis corrugata*, *Licania kunthiana* e *Tetragastris panamensis* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992..... 129
- Figura 6.13 Média (\pm desvio padrão) do índice logaritimizado de supressão por *Peltogyne gracilipes* para as famílias botânicas das Florestas rica em *Peltogyne gracilipes* e sem *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Linha vermelha vertical tracejada indica o limite entre a supressão e o favorecimento por *Peltogyne gracilipes*, sendo considerada como suprimidas quando o Log índice de supressão por *Peltogyne gracilipes* $\geq 2,0595$. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992..... 130
- Figura 6.14 Distribuição percentual das espécies arbóreas favorecidas e suprimidas por *Peltogyne gracilipes* na Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes* da Ilha de Maraca, Roraima, quanto ao estrato do dossel (Em – emergentes, Dos – dossel, sub – subdossel), tipo de dispersão das sementes (Biótica e Abiótica) e densidade da madeira (pesada > 0.66 g/cm³ e leve < 0.65 g/cm³). 131

DISCUSSÃO GERAL

- Figura 7.1 Fluxograma com as características de *Peltogyne gracilipes*, do ambiente e as interações ecológicas que podem colaborar com a manutenção monodominância de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima..... 143

LISTA DE ABREVIATURAS

- A - Clima tropical úmido
- AB - área basal total (AB),
- AB₀ - Área basal inicial
- AB_d - decremento na área basal
- AB_g - Incremento na área basal
- AB_m - Área basal das árvores mortas,
- AB_r - Área basal dos recrutas; e
- AB_t - Área Basal final
- Am - Clima subtipo de monções
- Aw - Transição dos climas subtipo savana
- B.O.D – Demanda Bioquímica de Oxigênio
- BVS – Biomassa viva acima do solo (Mg.ha⁻¹)
- BVS_G - Incremento em biomassa de todos os sobreviventes
- BVS_R - Incremento na biomassa pelo recrutamento de novos indivíduos
- Ch_{AB} - Mudança líquida para área basal
- Ch_N - Mudança líquida para número de árvores
- CIT - Convergência intertropical
- DAP – Diâmetro a altura do peito
- DAS – Diâmetro a Altura do Solo
- DF – Diversidade Filogenética
- DHMA – Diferença no déficit hídrico mensal máximo acumulado (mm.mês⁻¹)
- DH_t - Déficit hídrico mensal
- DMP – Distância filogenética média par-a-par
- DMP_p - Distância filogenética média par-a-par padronizada
- DMTP – Distância filogenética média do táxon mais próximo
- DMTP_p - Distância filogenética média do táxon mais próximo padronizada
- DoR - Dominância relativa
- DR - Densidade relativa
- E – Evapotranspiração
- EF – Equabilidade filogenética

ENSO- El Niño-Oscilações do sul
ESEC Maracá – Estação Ecológica de Maracá
FPP – Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes*
FRP – Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes*
FSP – Floresta Sem *Peltogyne gracilipes*
G – Ganho em área basal
INCRA - Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária
IVC – Índice valor de cobertura
M – Mortalidade
mEc - massa de ar equatorial
 N_0 – Número inicial de indivíduos vivos
 N_t – Número final de indivíduos vivos
P – Perda em área basal
Pg – Petagrama
PPBio – Programa de Pesquisa em Biodiversidade
 P_t - Precipitação mensal
R – Recrutamento
RAPELD - Rede de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração
RF – Riqueza filogenética
SINDA – INPE – Sistema Nacional de Dados Ambientais – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.
VF – Variabilidade filogenética

RESUMO

A grande heterogeneidade ambiental da Ilha de Maracá (Roraima, norte da Amazônia) resulta em diferentes fitofisionomias. Dentre elas se destaca a floresta estacional semidecidual, monodominada por *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae). Embora alguns fatores associados à monodominância de *Peltogyne gracilipes* já tenham sido esclarecidos, ainda são escassas as informações sobre os mecanismos ecológicos que vem moldando a evolução dessas florestas e sua associação com o efeito dos eventos de secas intensas, típicas de anos de El Niño. O presente estudo abordou três questões: i) Biometria das sementes, germinação e desenvolvimento inicial de *Peltogyne gracilipes*; ii) efeitos da seca sobre a dinâmica de tipos florestais que se distinguem pelo nível de dominância de *Peltogyne gracilipes* (FRP - Floresta Rica em *Peltogyne*, FPP - Floresta Pobre em *Peltogyne* e FSP - Floresta Sem *Peltogyne*) no período entre 1991 – 2011; e iii) estrutura filogenética dessas três comunidades arbóreas da Ilha de Maracá. O estudo da biometria das sementes, germinação e desenvolvimento das plântulas de *Peltogyne gracilipes* confirmou o elevado potencial colonizador dessa espécie, que apresenta características que favorecem a formação de um denso banco de plântulas, que garante o grande recrutamento de novos indivíduos. O tamanho da semente de *Peltogyne gracilipes* não afetou o processo de embebição de água e a germinação das sementes, mas teve efeito direto sobre o crescimento inicial e a sobrevivência das plântulas em campo. Plântulas oriundas de sementes maiores foram as que se desenvolveram melhor e tiveram maior taxa de sobrevivência. Os parâmetros da dinâmica florestal (recrutamento, mortalidade, ganho e perda em área basal) não diferiram entre os tipos florestais analisados. Entretanto, quando se considerou o efeito da seca sobre as florestas, foi constatado que no período entre 1991 e 2003 a diferença no déficit hídrico mensal máximo acumulado (DHMA) foi negativo e as florestas analisadas tiveram redução na taxa de crescimento e aumento da mortalidade. O crescimento de algumas espécies, tais como *Peltogyne gracilipes* e *Simarouba amara*, foi maior no intervalo mais seco. Entre os anos 2003-2011, período em que os eventos de seca foram de menor intensidade frequência, as florestas recuperaram parte da biomassa perdida entre 1991-2003. A estrutura filogenética das florestas em Maracá variou de sobredispersa (FSP) a agrupada (FRP). A competição interespecífica parece ser

o mecanismo mais atuante sobre a coexistência das espécies na FSP, promovendo a estrutura filogenética sobredispersa, com menor relação filogenética entre as espécies. Já a estrutura agrupada na FRP parece estar relacionada à ação de filtros ambientais como a alta concentração de magnésio no solo ou mesmo a drenagem. Conclui-se que a espécie monodominante *Peltogyne gracilipes* é altamente adaptada às condições ambientais da floresta semidecídua de Maracá. As características funcionais desta espécie colaboram para o sucesso na germinação das sementes e no estabelecimento das plântulas. Por fim, os filtros ambientais e a resistência de *Peltogyne gracilipes* à seca são também fatores importantes na manutenção do *status* monodominante dessa espécie na FRP em Maracá.

Palavras-chave: Monodominância, sementes, *Peltogyne gracilipes*, dinâmica e seca.

ABSTRACT

The great environmental heterogeneity of the island of Maraca (Roraima) results in different vegetations covers, including different forest phytophysuignomies, among them stands out the semideciduous forest, where occurs the monodominance of *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae). Although some factors associated to *Peltogyne gracilipes* monodominance have already been clarified, we still don't know what are the specific ecological mechanisms that shaped the evolution of these forests and whether severe dry seasons have an impact on the survival, growth, and ultimately in the maintenance of these forests. Therefore, in the present study I discussed questions related to germination and early development of *Peltogyne gracilipes*, the drought effects on the dynamics of three Maracá's forests types with different levels of *Peltogyne gracilipes* dominance (Rich-*Peltogyne* Forest - FRP, Poor-*Peltogyne* Forest - FPP, and Forest without *Peltogyne* – FSP) and the phylogenetic structure of these communities. Seed biometry, germination and initial growth studies show that *Peltogyne gracilipes* has a high colonization potential, with traits favouring dense seedling bank, guarantying thus a good recruitment of new individuals. Seed size in this species did not affect physiological processes involved in the germination but were associated with the initial growth and later seedling survival .Regarding forest dynamics (recruitment, mortality, gain and loss of basal area), I did not find significant differences among the three analysed forests. However, an analysis of the dry season effect on these forests showed a reduction in the overall growth rate and increment in tree mortality during the period 1991-2003, which had the highest negative Maximum Cumulative Water Deficit (MWD). During this same drought period some species, including *Peltogyne gracilipes* and *Simarouba amara*, were not affected. During the period 2003-2011, which had lower drought intensity and frequency, the forests studied recovered a part of their biomass lost between 1991-2003.The phylogenetic structure of Maracá forests varied from clustered (FRP) to over-dispersed (FSP). The high abundance of *Peltogyne gracilipes* in FRP as well as the action of environmental filters (Magnesium and soil drainage) may be responsible for the phylogenetic clustering of FRP communities. On the other hand, higher interspecific competition among unrelated species may explain the over-dispersed phylogenetic structure of FRP forests. I conclude that *Peltogyne gracilipes* is highly adapted to the environmental

conditions of Maracá island, profiting both from its edaphic characteristics and climatic seasonality. Its reproductive strategy, seed germination and seedling establishment traits are favoured by climatic and edaphic filtering processes, which are expressed in the community phylogeny of these forests, ultimately promoting the maintenance of *Peltogyne gracilipes* monodominance in Maracá.

Keywords: monodominance, seeds, *Peltogyne gracilipes*, dynamics and drought.

1 INTRODUÇÃO GERAL

As florestas da Amazônia abrigam 12% do total das espécies fanerógamas (Gentry, 1982) e aproximadamente 16.000 espécies arbóreas (ter Steege *et al.*, 2013). Alguns estudos mostram que a riqueza de espécies arbóreas na Amazônia pode ultrapassar 300 espécies/ha (Gentry, 1988; Valencia *et al.*, 1994; Condit *et al.*, 1996; Oliveira e Mori, 1999). Embora seja rica em espécies, cerca de 50% das árvores pertencem a 227 espécies consideradas hiperdominantes, as quais representam apenas 1,4% do total de espécies arbóreas que ocorrem na região (ter Steege *et al.*, 2013). No entanto, a heterogeneidade ambiental da Amazônia promove a existência de muitos ecossistemas com cobertura vegetal diferenciada (Laurance *et al.*, 1999; Chave *et al.*, 2001, 2003) e em alguns locais são encontradas formações florestais com baixa diversidade e elevada dominância (superior a 50% do número total de indivíduos) de uma única espécie arbórea. Essas florestas são classificadas como monodominantes (Hart *et al.*, 1989). Além do número de indivíduos, a área basal e a cobertura do dossel, também podem ser utilizadas como medidas de dominância das florestas monodominantes (Connell e Lowman, 1989).

As florestas monodominantes são classificadas em não persistentes e persistentes (Connell e Lowman, 1989; Peh, 2011a). A monodominância não persistente é comum em áreas sujeitas a distúrbios como erupção vulcânica, furacão, desmoronamentos, alagamento e fogo frequente. Nesses casos a espécie dominante é uma pioneira e sua monodominância se restringe aos estágios iniciais do processo de sucessão ecológica (Connell e Lowman, 1989; Hart, 1990; Read *et al.*, 1995; Hart, 2012). As espécies monodominantes persistentes, ao contrário, são capazes de manter esse *status* por muitas gerações (Peh *et al.*, 2011a).

Até o momento, são conhecidas 23 espécies arbóreas monodominantes persistentes em todo o mundo (Tabela 1). Essas espécies estão distribuídas em oito famílias, com predomínio de leguminosas. Muitas florestas monodominantes estão situadas em áreas ecotonais de transição entre floresta e cerrado, tais

como a floresta de *Aucoumea klaineana* (Burseraceae) (Pangou *et al.*, 2003) e *Gilbertiodendron dewevrei* (Leguminosae) no ecótono floresta-savana na África (Hart, 1989), *Brosimum Rubescens* (Moraceae), na transição entre a floresta amazônica e o cerrado do Brasil Central (Marimom *et al.*, 2014) e *Dicymbe corymbosa* (Leguminosae) (Henkel *et al.*, 2003), *Spirotropsis longifolia* (Leguminosae) (Fonty, 2011) e *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae) (Nascimento *et al.*, 1997), no ecótono da floresta amazônica com o cerrado do complexo Rio Branco –Rupunini.

Tabela 1.1 Espécies monodominantes clássicas descritas em florestas tropicais e suas distribuições geográficas e família botânica. Adaptado de Peh *et al.* (2011a).

Distribuição	Família	Espécie	Referência Bibliográfica
África	Burseraceae	<i>Aucoumea klaineana</i> (Pierre)	Maisels 2004
África	Leguminosae	<i>Cynometra alexandri</i> (C. H. Wright)	Hart <i>et al.</i> , 1989
África	Leguminosae	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (De Wild.) J. Léonard	Conway, 1992
África	Leguminosae	<i>Julbernardia seretii</i> (De wild) Troupin	Hart <i>et al.</i> , 1989
África	Leguminosae	<i>Talbotiella gentii</i> (Hutchinson e Greenway)	Richards, 1996
África	Leguminosae	<i>Tetraberlinia tubmaniana</i> (J. Léonard)	Connell e Lowman, 1989
Malásia	Dipterocarpaceae	<i>Dryobalanops aromatica</i> C.F.Gaertn.	Ithoh, 1995
Malásia	Dipterocarpaceae	<i>Parashorea malaanonan</i> Merr.	Richards, 1996
Malásia	Dipterocarpaceae	<i>Shorea curtisii</i> Dyer ex King	Grubb <i>et al.</i> , 1994
Malásia	Lauraceae	<i>Eusideroxylon zwageri</i> Teijsm. e Binn	Richards, 1996
Neotropical	Apocynaceae	<i>Aspidosperma excelsum</i> Benth	Richards, 1996
Neotropical	Burseraceae	<i>Dacryodes excelsa</i> Vahl	Richards, 1996
Neotropical	Euphorbiaceae	<i>Celaenodendron mexicanum</i> Standl.	Martijena, 1998
Neotropical	Leguminosea	<i>Dicymbe corymbosa</i> Spruce ex Benth.	Henkel, 2003
Neotropical	Leguminosea	<i>Eperua falcata</i> Aubl.	Torti <i>et al.</i> , 2001
Neotropical	Leguminosea	<i>Mora excelsa</i> Benth.	Torti <i>et al.</i> , 1997
Neotropical	Leguminosea	<i>Mora gonggrijpii</i> (Kleinh.) Sandwith	Connell e Lowman, 1989
Neotropical	Leguminosea	<i>Mora oleifera</i> Ducke	Holdridge <i>et al.</i> , 1971
Neotropical	Leguminosea	<i>Peltogyne gracilipes</i> Ducke	Nascimento <i>et al.</i> , 1997

Neotropical	Leguminosea	<i>Pentaclethra maculosa</i> Kuntze	Connell e Lowman, 1989
Neotropical	Fagaceae	<i>Quercus oleoides</i> Schlttdl e Cham	Boucher, 1981
Neotropical	Moraceae	<i>Brosimum rubescens</i> Taub	Marimon <i>et al.</i> , 2001
Neotropical	Leguminosea	<i>Spirotropsis longifolia</i> (DC) Bail	Fonty, 2011

Os fatores causais da monodominância em florestas tropicais ainda não estão muito claros. Torti *et al.* (2001) ressaltaram alguns fatores que podem estar associados à monodominância, tais como dossel uniforme e profundo, elevado índice de área foliar, árvores mortas que permanecem em pé e evitam a abertura de grandes clareiras, frutificação em massa, tolerância ao sombreamento, baixa taxa de herbivoria e predação de sementes e em alguns casos a produção de espessa camada de serapilheira, lenta ciclagem dos nutrientes e a associação com fungos ectomicorrizicos. No entanto, muitas espécies não dominantes também são dotadas dessas características, assim, essas características só são relevantes quando promovem alterações no sub-bosque, favorecendo a persistência, o recrutamento e o padrão de distribuição agregado da espécie monodominante (Degagne, 2007).

Muitos estudos utilizaram de comparações entre florestas monodominante e mistas para identificar fatores bióticos e abióticos que pudessem estar associados à origem e a manutenção das florestas monodominantes. Para a maioria dos casos não foram relatados fatores edáficos que pudessem estar associados à monodominância (Hart *et al.*, 1989; Conway e Alexander, 1992; Read e Hope, 1996; Martijena, 1998; Henkel, 2003; Peh *et al.*, 2011b). Entretanto, as florestas de *Peltogyne gracilipes* (Nascimento *et al.*, 1997; Villela e Proctor, 2002) e as florestas de *Brosimum rubescens* (Marimon, 2005) apresentaram altos teores de alguns nutrientes que podem ter efeito tóxico sobre outras espécies.

A manutenção de um banco de plântulas das espécies monodominantes é fundamental para garantir o recrutamento de novos indivíduos da própria espécie. No entanto, a fase entre a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas é a mais crítica na história de vida das plantas, período em que são registradas as maiores taxas de mortalidade ocasionadas pelo ataque de patógenos e herbívoros (Boudreau e Lawes, 2008; Swamy *et al.*, 2011), danos

físicos (Mack, 1998; Scariot, 2000), seca (Bebber *et al.*, 2004) e pela competição inter e intraespecífica (Kitajima e Fenner, 2000; Turner, 2001).

O sucesso reprodutivo das espécies espermatófitas está intimamente ligado ao processo de germinação, o qual depende da qualidade da semente (Sundaresan, 2005) e das condições ambientais adequadas (Baskin e Baskin, 2001). O tamanho e a composição do endosperma estão associados às reservas da semente que suprem o processo de germinação e o desenvolvimento inicial da plântula (Hanley, 1998; Hanley, *et al.*, 2007), influenciando a sobrevivência das plântulas nos estágios iniciais de desenvolvimento (Hanley *et al.*, 2004; Soriano *et al.*, 2011). A germinação também é regulada por fatores ambientais, principalmente água, temperatura, oxigênio e luz (Baskin e Baskin, 2001). Em alguns casos, a ação de um forte filtro ambiental pode limitar a germinação de algumas espécies (Vandervalk, 1981; Lord *et al.*, 1995). Após a germinação, a sobrevivência da plântula dependerá da disponibilidade de água, nutrientes (Fenner e Tompson, 2005) e luz, um dos fatores mais limitantes na emergência, sobrevivência e no crescimento das plântulas nos estágios iniciais (Lewis e Tanner, 2000). Desse modo, as estratégias reprodutivas, a dispersão das sementes, germinação, o estabelecimento e tolerância ao sombreamento são importantes para a manutenção do banco de plântulas das espécies monodominantes. Entretanto, os processos iniciais de desenvolvimento dessas espécies ainda são pouco conhecidos.

Muitos estudos têm mostrado as florestas tropicais como um sistema dinâmico e sensível à mudança climática (Phillips *et al.*, 1998; 2010; Lal *et al.*, 2000; Enquist, 2002, Lewis *et al.*, 2011; Huntingford *et al.*, 2013). As variações climáticas, como períodos de seca, estão entre os principais fatores que provocam mudanças na composição e estrutura das florestas (Quigley e Platt, 2003), especialmente para as comunidades que não estão sujeitas a grandes flutuações climáticas (ter Steege, 2009). A produção primária e a taxa de crescimento das árvores em florestas tropicais úmidas estão correlacionadas com a precipitação e a umidade do solo (Enquist e Leffler, 2001; Chidumayo, 2005; Lawrence, 2005; Zhao e Running; 2010). Também tem sido relatado o aumento da mortalidade das árvores induzido por períodos de secas intensas e

prolongadas na região tropical (Engelbrecht *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2009; 2010; Lewis *et al.*, 2011). O aumento da mortalidade em florestas tropicais em grande escala como a relatada por Lewis *et al.* (2011), quando houve a emissão estimada de 2.2 Pg de carbono, pode modificar o balanço de carbono, o ciclo hidrológico das florestas e o fluxo de energia entre a atmosfera e os ecossistemas terrestres (Chapin *et al.*, 2008). Diante do atual cenário de mudança do regime das chuvas e aumento das temperaturas, ainda há muitas incertezas quanto ao destino das florestas tropicais. É possível que florestas em áreas ecotonais sejam mais resistentes ao efeito de secas sazonais (Malhi *et al.*, 2009). Portanto, o acompanhamento da dinâmica das florestas monodominantes como um todo e da própria espécie monodominante é fundamental para a compreensão dos processos ecológicos que regem as comunidades de plantas ao longo do tempo e do comportamento dessas florestas frente às mudanças climáticas.

Os mecanismos que promovem a coexistência das espécies é uma questão fundamental para o entendimento da variação na composição florística e estrutural entre florestas monodominantes e mistas. Os principais mecanismos que agem sobre a seleção das espécies em florestas tropicais são a competição interespecífica e os filtros ambientais. A teoria clássica de competição, baseada na verificação de Darwin (1859), prediz que espécies com estratégias ecológicas idênticas não poderão coexistir no mesmo espaço e tempo. A ocorrência simultânea dessas espécies em um mesmo local levaria a exclusão do competidor mais fraco (Tilman, 1982). Já os filtros ambientais abióticos como água, luz, nutrientes e temperatura, podem restringir o estabelecimento de muitas espécies, permitindo apenas a coexistência daquelas com requerimentos ecológicos parecidos e tolerantes ao fator limitante.

Dentro deste contexto, Webb *et al.* (2002) propuseram um novo modelo teórico para estudar a estrutura filogenética das comunidades, e a partir disso identificar quais processos determinam a coexistência das espécies em uma comunidade. O modelo proposto por Webb *et al.* (2002) assume a conservação filogenética do nicho e prevê três tipos de estrutura filogenética da comunidade que são a sobredispersa, agrupada e aleatória. A exclusão competitiva favorece a coexistência de espécies filogeneticamente mais distantes e promove a estrutura

filogenética sobredispersa. A estrutura filogenética agrupada é definida pela ação dos filtros ambientais na seleção de espécies filogeneticamente próximas com estratégias ecológicas similares. E por último, a estrutura aleatória, quando a exclusão competitiva e os filtros ambientais agem igualmente sobre uma determinada comunidade. Portanto, a análise da estrutura filogenética das florestas monodominantes pode ser útil para a identificação dos mecanismos ecológicos que atuam fortemente sobre a estruturação dessas comunidades.

No caso da floresta monodominante de *P. gracilipes* já existe uma série de informações de estudos abordaram os parâmetros estruturais e edáficos (Nascimento *et al.*, 1997a), a ciclagem de nutrientes (Villela *et al.*, 1997; Villela e Proctor, 2002), predação de sementes (Nascimento e Proctor, 1996), herbivoria (Nascimento e Proctor, 1995), a dinâmica de plântulas e jovens (Nascimento *et al.*, 1997b) e a dinâmica e variação da biomassa dos indivíduos adultos (Nascimento *et al.*, 2007; Nascimento *et al.*, 2013). No entanto, ainda pouco se sabe sobre o processo de germinação das sementes e estabelecimento de *P. gracilipes*, o efeito das secas sobre essa floresta e, a estrutura filogenética de sua comunidade arbórea.

As questões e hipóteses gerais desse estudo foram:

- 1) O processo de germinação e o estabelecimento de *Peltogyne gracilipes* são afetados pelo tamanho das sementes?

Hipótese: O tamanho da semente afeta tanto os processos de germinação quanto o crescimento inicial e estabelecimento das plântulas. Sementes menores germinam mais rápido e produzem plântulas com folhas e raízes menos desenvolvidas.

Essa questão foi abordada no capítulo I intitulado “Germinação e estabelecimento de *Peltogyne gracilipes* em função do tamanho da semente”, em que foi avaliada a biometria das sementes de *Peltogyne gracilipes* coletadas em Maracá em três fases da dispersão das sementes (início, meio e fim), o efeito do tamanho das

sementes sobre a germinação, crescimento inicial, estabelecimento em laboratório e no campo e a predação das sementes em campo.

2) A seca afeta a dinâmica e o crescimento das árvores nas florestas monodominante de *Peltogyne gracilipes* e mistas da Ilha de Maracá?

Hipótese: A seca aumenta a taxa de mortalidade e perda em área basal, diminui a taxa de recrutamento e o crescimento das árvores.

A questão 2 foi abordada no capítulo II “Efeito da seca na composição florística, estrutura da comunidade arbórea e na dinâmica de uma floresta Amazônica monodominante e da floresta mista adjacente”, onde foram verificadas as modificações provocadas pela seca na composição, estrutura e dinâmica de três tipos florestais da Ilha de Maracá, que diferem quanto à dominância de *Peltogyne gracilipes*.

3) A estrutura filogenética da floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* se diferencia das demais florestas da Ilha de Maracá?

Hipótese: As condições edáficas limitantes na floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* agem como filtros ambientais e favorecem a estrutura filogenética agrupada, enquanto nas demais florestas a estrutura filogenética é sobredispersa, como normalmente relatado para florestas maduras.

A questão 3 foi respondida no capítulo III “Estrutura filogenética da comunidade arbórea da floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* e da floresta mista na Ilha de Maracá”, em que foi analisada a estrutura filogenética de três comunidades arbóreas da Ilha Maracá, que diferem quanto à dominância de *Peltogyne gracilipes*, e verificado quais mecanismos ecológicos estão associados à coexistência das espécies em cada uma delas.

2 CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE MONODOMINANTE *Peltogyne gracilipes*

Peltogyne gracilipes Ducke (Leguminosae) é uma espécie florestal decídua, emergente no dossel e de grande porte, atinge até 400 cm de CAP e 40 m de altura, conhecida popularmente por roxinho ou pau roxo. Baseado nos registros de ocorrência sabe-se que é uma espécie endêmica de Roraima, com distribuição limitada às áreas de florestas decíduas e semidecíduas do centro-norte deste estado (Lima, 2012; Silva, 1976), onde sua população forma grupamentos monodominantes no interior e no entorno da Ilha de Maracá. Há registros em herbários de sua ocorrência também na Serra grande, próximo a capital Boa Vista e no Parque Estadual do Viruá (Caracaraí – RR) (Castilho, comunicação pessoal), porém, nessas localidades a espécie não é monodominante.

Não existem estudos que abordam especificamente a fenologia de *Peltogyne gracilipes*. O conhecimento sobre seu processo reprodutivo é baseado em observações de exemplares depositados nos Herbários do Instituto de Pesquisa de Amazônia (INPA) e do Royal Botanical Garden de Edimburgo (RBGE) e de trabalhos de campo que vem sendo realizado nas florestas monodominantes de *Peltogyne gracilipes* desde a década de 90 (Nascimento e Proctor, 1996; Nascimento *et al.*, 1997). A frutificação normalmente é verificada em intervalos irregulares acima de três anos. A floração se inicia entre os meses de abril e maio. Os frutos são secos, do tipo legume, com deiscência bícida, contendo uma semente por fruto, e apresentam características da síndrome de dispersão anemocórica. Como a maioria dos frutos secos, a maturação ocorre na estação seca (Griz e Machado, 2001), entre os meses de setembro e março, e a dispersão das sementes começa a ser notada a partir dezembro, se estendendo até maio, sendo a maior queda das sementes observada entre fevereiro e março. Durante a queda natural, a semente permanece fixa aos tecidos do fruto, que quando aberto funciona como uma estrutura alada, lançando a semente ao chão em movimentos helicoidais, a distâncias relativamente curtas da planta mãe. É possível que haja a dispersão secundária zocórica realizada por formigas do

gênero *Atta*, embora Nascimento e Proctor (1996) as considerem predadoras destas sementes. As sementes de *Peltogyne gracilipes* apresentam de maneira geral forma elíptica e achatada. A coloração típica das sementes sadias é marrom escuro e apresentam grande variação no tamanho.

3 ÁREA DE ESTUDO

3.1 Descrição da Ilha de Maracá

O estudo foi realizado na Ilha de Maracá, que é uma unidade de proteção integral federal conhecida por Estação Ecológica (ESEC) de Maracá (Figura 3.1), criada pelo decreto n-º 86.061 de 02 de junho de 1981, com o objetivo de preservação da natureza, realização de pesquisas científica e visitação pública permitida apenas para fins educacionais (SNUC, 2000). A Ilha de Maracá tem área total de aproximadamente 110.000 ha, é a terceira maior ilha fluvial do mundo, com 65 km de extensão, largura variando entre 15 e 25 km. Já a ESEC Maracá, é um arquipélago fluvial formado por mais de 200 ilhas e ilhotas, sendo a Ilha de Maracá a maior delas, a qual é formada pelos furos Santa Rosa e Maracá no médio rio Uraricoera, um dos principais afluentes do rio Branco. Está localizada na porção centro-norte do estado de Roraima ($3^{\circ}15' - 3^{\circ}35' \text{ N}$ e $61^{\circ}22' - 61^{\circ}58' \text{ W}$) entre os municípios de Alto Alegre e Amajari.

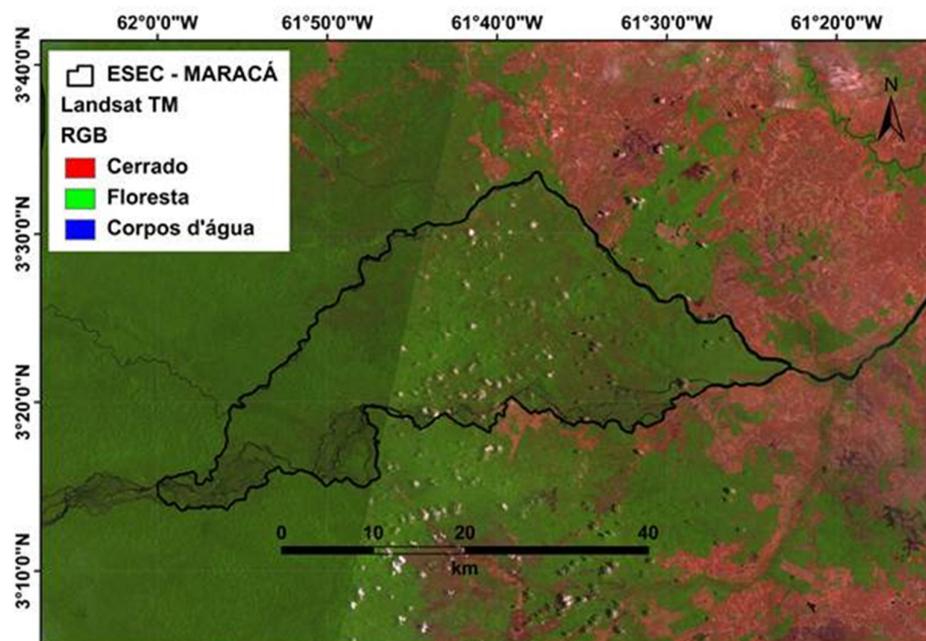


Figura 3.1 Mapa indicando a localização da Estação Ecológica (ESEC) Maracá, no rio Uraricoera, estado de Roraima. A vegetação de coloração verde corresponde as florestas e a de coloração vermelha as vegetações abertas de cerrado, localmente conhecida como lavrado.

3.2 Histórico de ocupação humana na Ilha de Maracá

Existem poucos registros de interferência antrópica em Maracá. Em grande parte da ilha não há vestígios de ocupação humana (Hemming, 1994), somente a porção leste da ilha, principalmente áreas próximas ao furo Santa Rosa foram habitadas por indígenas até o final do século XIX, quando foram expulsos por fazendeiros que permaneceram na ilha até meados da década de 70 (Thompson *et al.*, 1992). Na ponta leste da Ilha de Maracá, região onde não ocorre grupamentos monodominantes de *Peltogyne gracilipes*, foi encontrado carvão nas camadas superficiais do solo (10-20 cm) e também nas mais profundas (50 – 100 cm) e algumas árvores com troncos carbonizados (Thompson *et al.*, 1992) ou com sinais deixados pelo fogo (Barlow, 2010). O uso do fogo para limpar áreas desmatadas é uma prática que está arraigada na cultura dos povos indígenas e dos fazendeiros em Roraima (Nepstad *et al.*, 1999). O último incêndio registrado em Maracá ocorreu em 1975, quando cerca de dois hectares de floresta foram queimados na parte leste da ilha (Thompson *et al.*, 1992). Após o decreto que instituiu a Ilha de Maracá como uma Estação Ecológica (ESEC), ficou proibida a ocupação humana nessa área e, desde então, não houve mais relatado de incêndios ou outro tipo de perturbação antrópica (Proctor e Miller, 1998).

A área ao entorno da ilha é caracterizada pela presença de pequenas comunidades indígenas, assentamentos rurais do Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária (INCRA) e fazendas destinadas ao cultivo agropastoril e a piscicultura. Segundo Couto-Santos (2013), a antropização das áreas ao redor de Maracá tem aumentando a frequência e a intensidade de distúrbios como fogo e desmatamento, fatores capazes de modificar a matriz vegetacional e a dinâmica da paisagem ao entorno de Maracá.

3.3 Clima

Segundo a classificação de Köppen, revisada por Peel *et al.* (2007), Maracá está situado na transição dos climas subtipo savana (Aw) para o subtipo de monções (Am) do clima tropical úmido (A). O clima Aw, predominante no nordeste de Roraima é marcado por uma distribuição desigual das chuvas com

um período seco bem definido entre outubro e março (Figura 3.2). Em média, 10% da precipitação anual total ocorrem no período seco (Barbosa, 1997). A sazonalidade climática deve-se à variação dos principais agentes atmosféricos promotores das chuvas na região Amazônica, que são a massa de ar equatorial (mEc) e a convergência intertropical (CIT) (Niemer, 1972). Os ventos alísios que correm do hemisfério norte em direção à linha do equador e a localização dessa região em uma depressão topográfica acentuam o dessecamento do ar e colaboram para o prolongamento da estação seca (Barbosa, 1997). O tipo climático Am se estabelece em um corredor florestal que sofre influência das savanas, da floresta ombrófila e dos altos relevos do norte de Roraima. As chuvas são mais frequentes e melhor distribuídas que a do tipo climático Aw e também possui uma estação seca, porém menos rigorosa (Barbosa, 1997).

Além da sazonalidade climática anual, também têm sido observadas variações interdecadais com alternâncias entre períodos secos e úmidos. Estas são induzidas pela variação na temperatura da superfície do Oceano Pacífico (Oscilação Decadal do Pacífico), que aquecem as águas do leste do Pacífico e provocam redução da precipitação ao norte da Bacia Amazônica em sua fase positiva, e o oposto na fase negativa. Essas oscilações são consideradas moduladoras da intensidade de eventos de El Niño na região amazônica (Marengo, 2004; Costa *et al.*, 2009).

As médias anuais registradas entre os anos de 1986 a 2010 pela estação agrometeorológica da ESEC Maracá para temperatura e precipitação foram 26°C e 2.163 mm ano⁻¹ respectivamente, com 50% do total da precipitação anual concentradas nos meses de maio a julho.

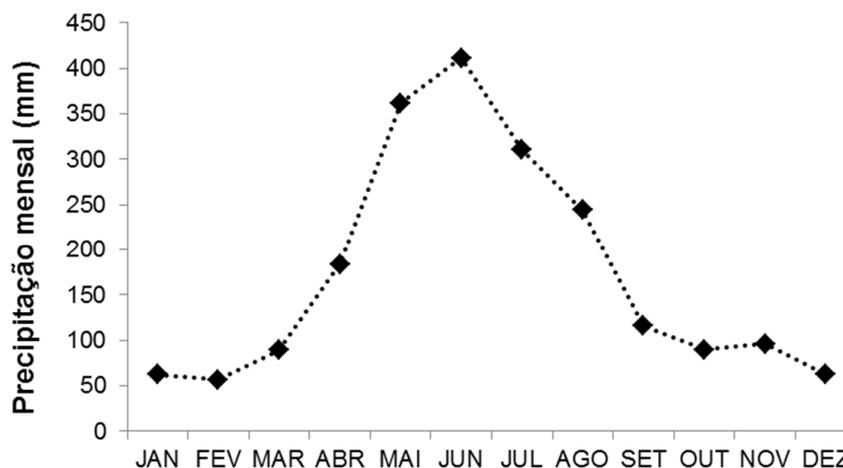


Figura 3.2 Precipitação média mensal na Ilha de Maracá baseada na série histórica de 1980-2000. Dados coletados na estação agrometeorológica da Estação Ecológica de Maracá.

3.4 Geomorfologia e solos da Ilha de Maracá

Maracá é parte do complexo geológico conhecido como Escudo das Guianas, formado no período Pré-cambriano (aproximadamente 1.7 bilhões de anos atrás). As paisagens do Escudo da Guiana são marcadas por superfícies aplainadas com leve ondulação e por planícies dissecadas, localizadas entre relevos escarpados. Maracá está situada em uma dessas planícies de origem mais recente datadas do período terciário superior, na parte oeste da ilha, e do pleistoceno na ponta leste (Bagarella e Ferreira, 1985). A maioria das ilhas que fazem parte da ESEC Maracá foi formada pela deposição de sedimentos. A Ilha de Maracá é uma exceção, algumas evidências indicam que sua origem está associada a duas falhas tectônicas que desviaram o fluxo do Uraricoera entre o furo Santa Rosa e o Maracá (Eden e McGregor, 1989).

O relevo em Maracá varia de planícies de inundação, áreas sujeitas ao alagamento sazonal ou permanente, a terrenos elevados, com altitude que variam de 250 m a 330 m, localizados principalmente na porção oeste. No entanto predominam áreas de terras baixas com altitude máxima de 100 m e moderadamente dissecadas (Mcgregor e Eden, 1989).

O material pedológico do escudo das guianas é de origem metassedimentar e metavulcânica. Em Maracá as principais rochas matrizes são gnaises tonalíticas, a mais abundante e amplamente distribuída no sentido norte-sul, granitoides ácidos que ocorrem na forma de pequenos afloramentos e quartzo-biotita xisto no extremo leste da Ilha (Martini, 1998). As características dos solos em Maracá foram definidas pelo material de origem, posição no relevo e regime hídrico do solo (Robson e Nortcliff, 1991). Devido à variação desses três fatores, vários tipos de solos foram identificados em Maracá, os quais variam de extremamente distróficos a extremamente eutrófico e de textura muito arenosa a argilosa (Robson e Nortcliff, 1991). Os solos Podzólicos distróficos com baixa saturação de bases e textura variando de arenosa a argilosa são os mais abundantes. Os solos de Maracá estão entre os mais distróficos descritos para a região amazônica. Também foi relatada a alta concentração de magnésio nos solos da floresta com monodominância de *Peltogyne gracilipes* (Robson e Nortcliff, 1991; Nascimento *et al.*, 1997).

3.5 Vegetação

A Ilha de Maracá está situada sobre um limite biogeográfico e climático que marca a transição da vegetação, a oeste se localizam as florestas ombrófilas e à leste a maior planície de vegetação aberta da Amazônia, com predomínio de cerrado (Fragoso e Huffman, 2000). Essa extensa área de vegetação aberta conhecida como “complexo Rio Branco-Rupununi” se estende do centro do estado de Roraima em direção à Guiana e a Venezuela (Sarmiento e Monasterio, 1975). Por influência da transição da vegetação e da heterogeneidade ambiental, Maracá resguarda amostras significativas de diversas fisionomias florestais, manchas de savanas, campinas, vegetação aquática em lagoas e buritizais (Figura 3.2). As savanas cobrem cerca de 6% da área total de Maracá e estão localizadas principalmente na ponta leste (Furley e Ratter, 1994). A vegetação florestal é predominante e cobre mais de 85% da ilha. As florestas se dividem principalmente em duas fisionomias: floresta estacional semidecidual (40%) e floresta ombrófila (60%) (Furley e Ratter, 1994; Fragoso *et al.*, 2003) (Figura 3.3).

Segundo Thompson *et al.* (1992), a floresta semidecidual tem menor riqueza de espécies, maior densidade de indivíduos e proporção maior de indivíduos decíduos em relação a floresta ombrófila. Parte da floresta semidecídua é dominada por *Peltogyne gracilipes*, e quando a dominância dessa espécie é superior a 50% da área basal dos indivíduos ≥ 10 cm DAP, é classificada como florestas monodominante de *Peltogyne gracilipes* (Nascimento *et al.*, 1997).

Neste estudo foi adotada a classificação utilizada por Nascimento *et al.* (1997), que categorizou as florestas em Maracá em Floresta Rica em *Peltogyne* (FRP) onde *Peltogyne gracilipes* é monodominante, Floresta Pobre em *Peltogyne* (FPP), onde *Peltogyne gracilipes* ocorre, porém com dominância inferior a 50% e Floresta Sem *Peltogyne* (FSP) onde essa espécie não ocorre. O termo floresta mista também foi utilizado por Nascimento *et al.* (1997) para se referir as florestas FPP e FSP, em que não há monodominância de *Peltogyne gracilipes*.

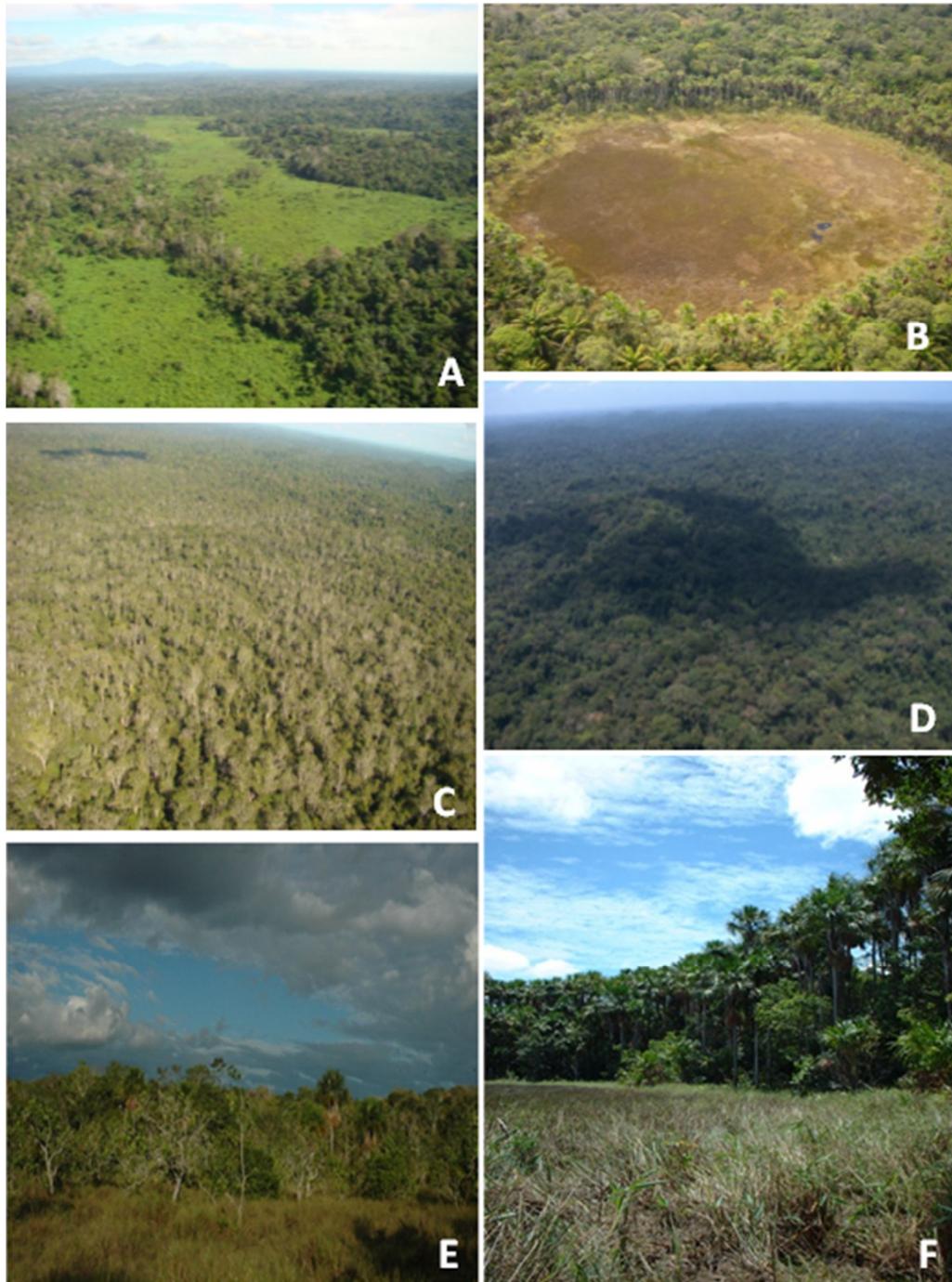


Figura 3.3 Diferentes fisionomias vegetais encontradas na Estação Ecológica de Maracá. A) Manchas de vegetação aberta tipo campina, B) vegetação aquática C) Floresta Estacional Semidecidual com elevada dominância de *Peltogyne gracilipes* (Indivíduos emergentes de coloração acinzentadas), D) Florestas ombrófilas, E) Savana e F) Vereda com a presença característica de gramíneas e da palmeira *Mauritia flexuosa*. Fonte: Acervo fotográfico da Estação Ecológica de Maracá.

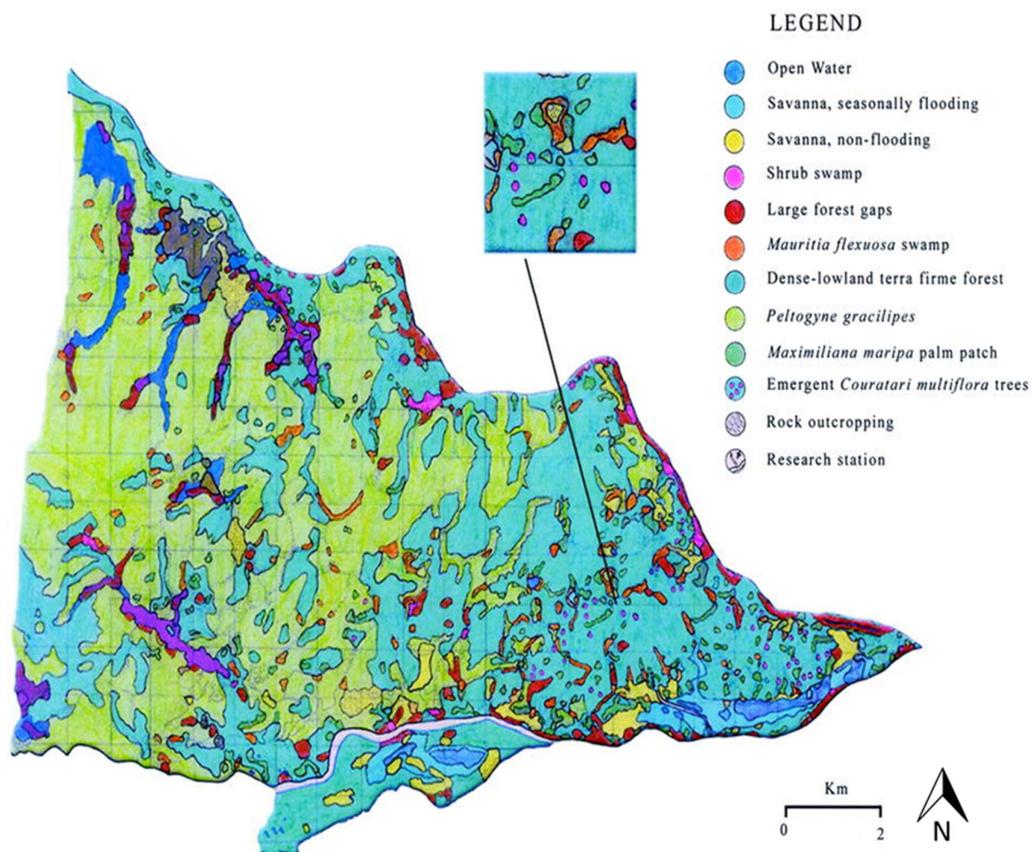


Figura 3.4 Mapa com a distribuição das principais coberturas vegetais da porção centro-leste da Ilha de Maracá, Roraima. Manchas em verde claro correspondem a floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes*. (Fonte: Fragoso *et al.*, 2003).

4 CAPÍTULO I

Germinação e estabelecimento de *Peltogyne gracilipes* em função do tamanho da semente

RESUMO

A manutenção das populações vegetais em florestas tropicais é totalmente dependente do recrutamento de novos indivíduos. Os estágios iniciais de desenvolvimento das plantas são imprevisíveis e o seu sucesso depende da dispersão das sementes em um momento e local favoráveis à germinação, da baixa predação e do bom estabelecimento inicial das plântulas. O tamanho das sementes também pode afetar a germinação e o desenvolvimento inicial das plântulas. O objetivo deste estudo foi avaliar a influência do tamanho das sementes de *Peltogyne gracilipes* sobre a germinação, o desenvolvimento inicial, e estabelecimento de plântulas em três florestas que diferem quanto à abundância de *P. gracilipes* (Floresta Rica em *Peltogyne* – FRP; Floresta Pobre em *Peltogyne* – FPP e Floresta Sem *Peltogyne* – FSP). As sementes de *P. gracilipes* utilizadas nos experimentos foram coletadas na Ilha de Maracá (Roraima) nos meses de fevereiro, março e abril de 2011, que correspondem ao início, meio e fim do evento de dispersão das sementes dessa espécie. O peso das sementes de *P. gracilipes* variou de 0.21g a 0.84g. As sementes coletadas no início e no meio da dispersão não diferiram quanto ao peso, mas as sementes coletadas no final foram significativamente mais pesadas. A relação entre o tamanho das sementes e o período de dispersão pode indicar uma adaptação da planta em dispersar as sementes maiores no período mais propício a sua germinação, no caso em abril, quando normalmente ocorre a intensificação das chuvas na Ilha de Maracá. O tamanho das sementes não influenciou o processo de embebição de água nem a germinação. A taxa média de germinação das sementes foi de 100% para as sementes grandes e 90% para as sementes pequenas. As sementes maiores deram origem a plântulas mais vigorosas com sistema radicular e parte aérea mais desenvolvida. No campo, essa relação entre o tamanho da semente e o desenvolvimento inicial também afetou a biomassa e a sobrevivência das plântulas de *P. gracilipes*. A taxa de predação das sementes de *P. gracilipes*, considerando apenas sementes do início da dispersão (fevereiro) e que foram parcialmente consumidas e permaneceram no local do experimento, não diferiu entre as florestas. Porém, a remoção das sementes, foi significativamente maior na FPP. A taxa de germinação das sementes

remanescentes foi significativamente maior na FRP em relação às demais florestas. Na FSP grande parte das sementes perderam a viabilidade devido ao ataque de fungos, que parece estar associado à fatores abióticos distintos nesta floresta. As características de *P. gracilipes* de baixa predação das sementes, elevada taxa de germinação e plântulas tolerantes ao sombreamento, são fundamentais para manter um denso banco de plântulas na FRP e garantir o bom recrutamento, colaborando para a conservação do *status* monodominante de *P. gracilipes* na FRP.

Palavras-chave: Tamanho de sementes, germinação, desenvolvimento inicial, predação e monodominância

4.1 INTRODUÇÃO

A sustentabilidade das populações vegetais nativas depende do processo de regeneração natural (Ruano *et al.*, 2009). A regeneração natural consiste em etapas bem definidas, tais como, dispersão, germinação da semente e o estabelecimento da planta (Gomez-Aparicio, 2008). Os estágios de dispersão das sementes e a fase inicial do desenvolvimento das plântulas são críticos para o recrutamento de qualquer população (Harper, 1977; Swaine, 1996) e muito imprevisíveis (Venable e Brown, 1988). Geralmente as espécies arbóreas produzem um grande número de propágulos, no entanto, grande parte das sementes perde a viabilidade logo após a dispersão (Janzen, 1971; Shugart, 1984; Lieberman, 1996; Richards, 1996; Turner, 2001).

Uma vez que a semente foi dispersa, sua sobrevivência estará sujeita a ação concomitante de fatores que poderão inviabilizar a germinação (Curran e Webb, 2000; Hulme e Kollmann, 2005) como ataque de predadores e patógenos (Augspurger, 1984; Russo e Augspurger, 2004) e condições ambientais desfavoráveis (Schupp, 1988; Nakashizuka *et al.*, 1995). O sucesso no estabelecimento de novas plântulas não depende somente do número e da qualidade das sementes, mas também da dispersão eficaz que pode aumentar as chances das sementes encontrarem um local apropriado para a germinação (Coomes e Grubb, 2003). Muitas sementes de espécies de plantas terrestres perdem a viabilidade quando dispersas em ambientes alagados (Bewley e Black, 1994).

Em florestas tropicais, a predação de sementes é um dos principais fatores limitantes do crescimento de muitas populações vegetais (Janzen, 1971, Howe e Smallwood, 1982; Maron e Crone, 2006). Existem casos em que foram relatadas predação de 100% das sementes (Janzen, 1976; Louda, 1989; Crawley, 1992; Hulme, 1998). Por isso, a predação de sementes pode agir como uma forte força seletiva sobre a evolução das estratégias reprodutivas em algumas espécies (Hulme e Benkman, 2002; Kelly *et al.*, 2002). Algumas espécies investem na frutificação em massa em intervalos irregulares como forma de minimizar a ação

dos predadores (Janzen, 1971). O ataque de fungos também pode reduzir a viabilidade das sementes (Wagner e Mitschunas, 2008).

Após superar a predação e o ataque de patógenos, as sementes estão aptas a germinarem, desde que tenha a disponibilidade de água, temperatura ideal, oxigênio, e algumas espécies também necessitam de luz (Bewley e Black, 1994). No entanto, nem sempre o ambiente oferece prontamente as condições ideais para a germinação. Em florestas tropicais, as condições ambientais variam tanto espacialmente quanto temporalmente, principalmente em florestas sazonais, caracterizadas por um período seco em que a precipitação fica abaixo dos 100 mm por mês (Sombroek, 2001). Nessas florestas, a maioria das sementes dispersas no período seco permanece dormente até o começo da estação chuvosa (Frankie *et al.*, 1974; Garwood, 1983). Outras características fisiológicas e evolutivas, como tolerância a dessecação, o sincronismo entre a dispersão e o momento favorável para a germinação e a velocidade de germinação também podem colaborar para o aumento da germinação das sementes em florestas sazonais (Frankie *et al.*, 1974). Espécies com germinação mais rápida estão menos sujeitas ao ataque de predadores de sementes (Chang *et al.*, 2009) e normalmente exibem um rápido crescimento inicial que favorece a dominância dessas plântulas sobre as que germinarem posteriormente (Black e Wilkinson, 1963; Ross e Harper, 1972). Por outro lado, a germinação rápida expõe toda coorte a uma mesma condição ambiental, que pode ser favorável ou não ao estabelecimento das plântulas. Nesse caso, quando há algum fator limitante, como falta de água, a seleção natural pode favorecer espécies com germinação tardia (Daws *et al.*, 2007).

As características morfológicas das sementes como tamanho, peso e forma influenciam diretamente a síndrome de dispersão (Pakeman *et al.*, 2002; Tackenberg e Bonn, 2003; Römermann *et al.*, 2005; D'hondt e Hoffmann, 2010), a velocidade e a taxa da germinação (Swanborough e Westoby, 1996; Eriksson, 1999; Jacquemyn *et al.*, 2001), o crescimento inicial (Maranon e Grubb, 1993; Bloor e Grubb, 2003; Baraloto e Forget, 2007; Poorter *et al.*, 2008) e o estabelecimento das plântulas (Westoby *et al.*, 2002). Plântulas de sementes maiores e pesadas normalmente têm um melhor desenvolvimento inicial da parte

aérea e da raiz, característica extremamente importante para garantir a sobrevivência sob condições de sombreamento (Foster e Janson, 1985; Leishman e Westoby, 1994; Osunkoya *et al.*, 1994), seca (Leishman *et al.*, 2000; Coomes e Grub, 2003; Du e Huang, 2008; Hallet *et al.*, 2011) e exposição a injúrias físicas (Harms e Dalling, 1997; Leishman *et al.*, 2000; Green e Juniper, 2004a). A variação intra-específica no tamanho das sementes muitas vezes está associada a fatores ambientais ou genéticos (Leishman *et al.*, 2000)

A estratégia reprodutiva, a dispersão, o tamanho e a germinação das sementes são atributos que podem colaborar para o entendimento da autoecologia das espécies capazes de atingir a monodominância em florestas tropicais (Peh *et al.*, 2011a). No entanto, os aspectos ecológicos e fisiológicos das sementes ainda são muitas vezes estudados isoladamente e são pouco considerados no entendimento dos padrões de distribuição de espécies e de composição das comunidades. Apesar da importância, informações sobre a ecologia de sementes e o desenvolvimento inicial de espécies monodominantes são escassas. Também são raras informações sobre a variabilidade morfométrica intra-específica das sementes e as consequências que isso traz para o processo de germinação e o estabelecimento das plântulas.

Dentro deste contexto, o principal objetivo deste estudo foi avaliar a influência do tamanho das sementes de *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae) sobre a germinação e o desenvolvimento inicial das plântulas e a predação das sementes de *Peltogyne gracilipes* no campo. As questões abordadas foram: i) A biometria das sementes varia em função do período em que essas foram dispersas? ii) O tamanho das sementes de *Peltogyne gracilipes* influencia o processo de germinação e o estabelecimento inicial das plântulas? iii) A taxa de predação e germinação das sementes de *Peltogyne gracilipes* variam em relação aos diferentes tipos de florestas na Ilha de Maracá? iv) Quais características ligadas às sementes e ao desenvolvimento inicial de *Peltogyne gracilipes* podem ser importantes para a monodominância da espécie em Maracá? As hipóteses testadas foram: i) A variação no tamanho das sementes de uma mesma espécie normalmente está associada a fatores genéticos e ambientais e não está relacionada ao período de dispersão. ii) O tamanho da semente afeta tanto os

processos de germinação quanto o crescimento inicial e estabelecimento das plântulas. Sementes menores germinam mais rápido e produzem plântulas com folhas e raízes menos desenvolvidas. iii) A taxa de predação de sementes é maior nas FSP e FPP em relação à FRP em função da disponibilidade de sementes e saciedade dos predadores. Já a germinação é menor na FSP e indiferente entre a FPP e FRP.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1 Descrição da área de estudo

Localização: (item 3.1)

Histórico de ocupação: (item 3.2)

Clima: (item 3.3)

Geomorfologia e solos: (item 3.4)

Vegetação: (item 3.5)

4.2.2 Coleta e triagem das sementes

As coletas de sementes de *Peltogyne gracilipes* foram realizadas em 3 etapas, no início (07/02/2011 - lote 1), meio (03/03/2011 - lote 2) e fim (17/04/2011 - lote 3) do período de queda/dispersão das sementes. As sementes foram coletadas na rede de trilhas que demarcam a grade de parcelas permanentes do PPBio (Programa de Pesquisa em Biodiversidade), um sítio de amostragem que utiliza o padrão metodologia RAPELD (Rede de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) que contempla 30 parcelas de 1 ha (250 m x 40 m) distribuídos regularmente em uma área de 25 km² na porção leste da Estação Ecológica de Maracá (Pezzini *et al.*, 2012).

Para homogeneizar a influência ambiental sobre o tamanho das sementes em cada lote, as mesmas trilhas foram percorridas durante as três coletas. As

sementes que estavam sobre o solo foram recolhidas aleatoriamente e posteriormente triadas, sendo selecionadas somente as sementes intactas. Após a triagem, as sementes foram acondicionadas em recipientes plásticos devidamente identificados e armazenadas sob temperatura de aproximadamente 24°C no Laboratório de Sementes da Embrapa Roraima. Os lotes 1 e 2 foram coletados no fim da estação seca e o lote 3 no início da estação chuvosa (Figura 4.1).

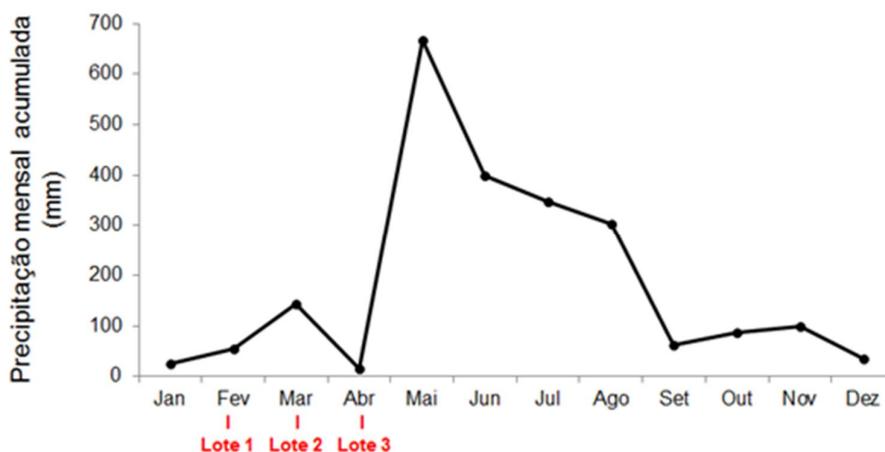


Figura 4.1 Precipitação mensal acumulada para o ano de 2011 e período de coleta dos lotes de sementes de *Peltogyne gracilipes* 1, 2 e 3. Os dados utilizados da estação agrometeorológica de Maracá foram obtidos na plataforma SINDA – INPE.

4.2.3 Caracterização morfométrica das sementes de *Peltogyne gracilipes*

A avaliação morfométrica, foi realizada em maio de 2011, no Laboratório de sementes da EMBRAPA, Roraima. Foi retirada uma alíquota de tamanho proporcional ao total de sementes coletadas em cada lote (350, 270 e 220 sementes dos lotes 1, 2 e 3, respectivamente). Cada semente foi individualmente pesada em balança com precisão de 0,001 g. Também foi medido o comprimento, definido como a maior dimensão no sentido longitudinal da semente, a largura e a espessura, por meio de paquímetro digital (Figura 4.2). Com base nos resultados da avaliação biométrica foi calculado o peso médio total (M) e o desvio padrão (DP) dos 3 lotes e com base nesses resultados as sementes foram subdivididas

em grupos de acordo com o peso das sementes, pequenas ($M - 1 DP$; ≤ 0.35 g), médias ($M \pm 1 DP$; > 0.35 g e < 0.6 g) e grandes ($M + 1 DP$; ≥ 0.60 g).



Figura 4.2 Processo de medição das sementes de *Peltogyne gracilipes* com auxílio do paquímetro digital. A) comprimento, B) largura e C) diâmetro das sementes.

4.2.4 Teor de água das sementes

O teor inicial de água foi determinado para o grupo de sementes grandes e pequenas, já que essas foram as sementes utilizadas nos experimentos de avaliação do processo de absorção de água, germinação e estabelecimento inicial das plântulas. Para quantificar o teor de água nas sementes foram utilizadas quatro repetições com cinco sementes cada. As sementes foram inicialmente pesadas em balança de precisão de 0.001g e então colocadas para secagem em estufa a $105^{\circ}\text{C} \pm 3$ durante 24h, de acordo com Brasil (2009) e pesadas novamente após a secagem. Os valores foram apresentados em porcentagem.

4.2.5 Avaliação da absorção de água e germinação das sementes

Neste experimento foram utilizadas sementes grandes e pequenas e dois tratamentos, um com imersão das sementes em água e outro entre papel umedecido. Em cada método foram utilizadas quatro repetições de cinco sementes tanto para as pequenas quanto as grandes. No primeiro as sementes foram colocadas em béquer de 50 mL e cobertas totalmente por água destilada, no segundo as sementes foram cobertas por folhas de papel germitest umedecido com água destilada (2.5 vezes o peso do papel) (Brasil, 2009) e acomodadas em caixas de plástico transparente com tampa tipo Gerbox (11 cm x 11 cm x 3,5 cm).

Antes do contato com o meio úmido, cada amostra foi pesada individualmente em balança de precisão de 0,001 g. As sementes dos dois tratamentos foram mantidas em câmara de germinação do tipo B.O.D. a 24°C no escuro. A água destilada foi repostada em ambos os métodos sempre que necessário. O ganho em massa de água foi verificado pelo peso de cada amostra, checado periodicamente. Os intervalos entre as pesagens foram menores no início do experimento (de hora em hora nas primeiras 8 horas) e foram aumentados gradativamente até atingir o intervalo de 12h devido ao lento processo de absorção de água. A avaliação se estendeu por 12 dias.

A partir dos valores das pesagens foram calculadas para cada intervalo a porcentagem de ganho em massa de água em relação ao peso inicial. Com esses valores calculados foram estabelecidas as curvas de embebição após a análise de regressão polinomial (Lima *et al.*, 2007).

4.2.6 Germinação das sementes em laboratório

A germinação de sementes grandes e pequenas foi avaliada em conjunto com o experimento de absorção de água. Foram consideradas germinadas as sementes em que foi verificada a protrusão da radícula. O número de sementes germinadas foi contabilizado diariamente durante os 12 dias de avaliação do experimento e transformados em porcentagem, estes valores permitiram estabelecer a velocidade de germinação (Maguirre, 1962) e a taxa de germinação (Brasil, 2009).

4.2.7 Avaliação da influência do tamanho da semente no desenvolvimento inicial das plântulas em casa de vegetação

Ao final do experimento em que se avaliou a absorção de água e a germinação, as sementes pequenas e grandes germinadas foram individualmente plantadas em sacos plásticos com capacidade para 2 L de substrato. O substrato utilizado foi composto de 70% de solo e 30% de areia de textura média. As plântulas foram cultivadas por 20 dias em casa de vegetação e irrigadas com água quando necessário.

Ao final do experimento, 15 plântulas de cada tratamento foram aleatoriamente selecionadas para serem avaliados os parâmetros de crescimento e a produção de biomassa. As plântulas selecionadas foram cuidadosamente retiradas dos sacos plásticos, lavadas em água para eliminar os resíduos do substrato e tiveram mensurado o diâmetro do coleto com auxílio de paquímetro digital, o comprimento total, de raiz e o da parte aérea por meio de régua milimetrada. Após a tomada das medidas, as plântulas foram separadas em parte aérea e raiz, as quais foram colocadas, separadamente, em sacos de papel e secas em estufa a 60°C por 72h. Após a secagem, o material foi pesado em balança de precisão de 0,001 g.

4.2.8 Predação e germinação das sementes no campo

As sementes utilizadas no experimento para avaliar a predação foram coletadas nas trilhas que delimitam as parcelas do PPBio, no início de fevereiro de 2011. Somente as sementes intactas e sem sinais de embebição de água (amolecidas ou com tegumento rugoso) foram utilizadas. As sementes foram enumeradas com caneta permanente e distribuídas em 12 parcelas do PPBio selecionadas por representar os três tipos florestais da Ilha de Maracá, descritos por Nascimento *et al.* (1997) como Floresta Rica em *Peltogyne* – Monodominante (FRP), Floresta Pobre em *Peltogyne* (FPP) e Floresta Sem *Peltogyne* (FSP) (Figura 4.3). Também foi considerada a localização das parcelas, evitando selecionar unidades amostrais vizinhas. Cada tipo de floresta foi representado por quatro parcelas, em cada parcela foram distribuídas aleatoriamente quatro repetições com 30 sementes cada, totalizando 120 sementes por parcela, 480 sementes por floresta.

O experimento foi iniciado em 24/02/2011 e foram feitas duas observações com intervalo de sete dias entre elas. Em cada observação foi contabilizado o número de sementes removidas, com sinais de predação, com fungos, germinadas ou intactas. As sementes retiradas do local onde o experimento foi realizado foram consideradas removidas, as que foram parcialmente consumidas e permaneceram no local foram consideradas predadas, fungadas as que

apresentavam sinais externos de presença de fungos e germinadas aquelas em que foi observada a protrusão da radícula.

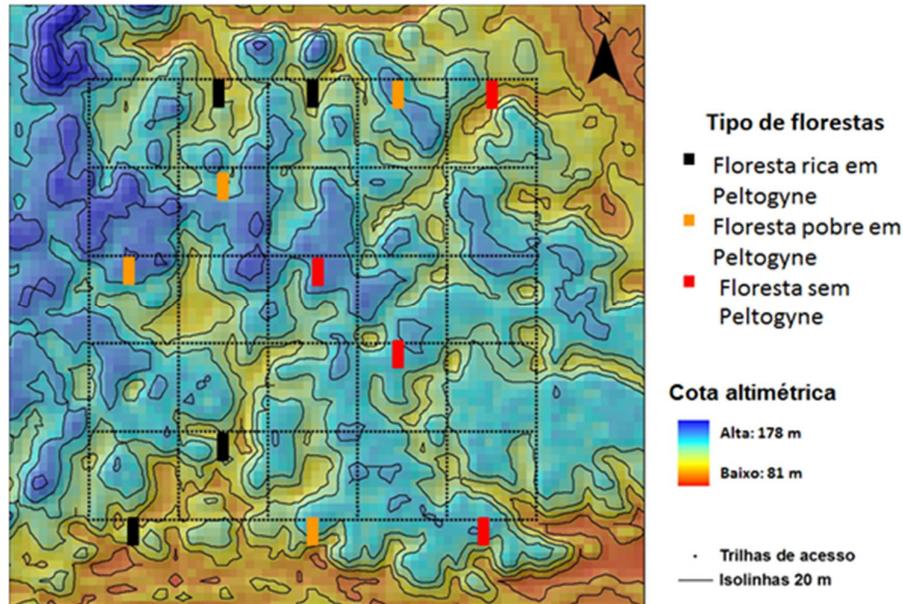


Figura 4.3 Grde de parcelas permanentes do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) na Ilha de Maracá, com as trilhas de acesso, cota altimétrica e as parcelas utilizadas para representar a Floresta rica em *Peltogyne* (preto), Floresta pobre em *Peltogyne* (laranja) e Floresta sem *Peltogyne* (vermelho) onde foram alocados os experimentos de predação de sementes de *Peltogyne gracilipes*. (<http://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca>).

4.2.9 Estabelecimento de plântulas no campo

Para acompanhar o estabelecimento de plântulas de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá foram marcadas na FRP e na FPP duas coortes de plântulas, uma germinada no final da estação seca, em meados de março 2011 (coorte 1) e outra no início da estação chuvosa, no final de abril de 2011 (coorte 2). Só foram consideradas plântulas com características de germinação recente as que apresentavam hipocótilo com coloração avermelhada, presença dos cotilédones e folhas ainda pouco desenvolvidas.

As plântulas de *Peltogyne gracilipes* das coortes 1 e 2 foram marcadas em 6 parcelas do PPBio (3 FRP e 3 FPP). O número total de plântulas marcadas variou entre as floretas e entre as coortes (FRP: coorte 1, N = 150 e coorte 2, N = 105; FPP: coorte 1, N = 105 e coorte 2, N = 105). As plântulas foram enumeradas,

utilizando-se plaquetas de alumínio, tiveram medidos a altura e o diâmetro do coleto e contabilizado o número de folhas. As plântulas marcadas sobreviventes foram acompanhadas por 19 meses (março/abril 2011 a novembro 2012), sendo remedidas em intervalos regulares de 6 meses, que coincidiram com o início das estações chuvosa e seca dos anos de 2011 e 2012. Ao final do experimento, 20 plântulas sobreviventes de cada coorte em cada floresta foram coletadas para a obtenção da biomassa seca da parte aérea e raiz. Essas plântulas tiveram o comprimento máximo da raiz até a gema apical medido, e posteriormente essas plântulas foram separadas em parte aérea e raiz e secas em estufa a 72°C até a estabilização do peso seco, que foi verificado em balança de precisão 0.01g.

4.2.10 Análise dos dados

Os três lotes de sementes tiveram os parâmetros morfométricos, peso, comprimento, largura e espessura das sementes analisados por meio da análise de variância (ANOVA) e o pós-teste de Tukey (Zar, 1996). A umidade inicial, ganho final em massa de água no processo de absorção de água, taxa de germinação e os parâmetros utilizados para avaliar o desenvolvimento inicial das plântulas provenientes de sementes grandes e pequenas foram comparados por meio do teste-*t* ($\alpha = 5\%$), com os dados percentuais transformados para arco-seno (Zar, 1996).

Os resultados obtidos no experimento de predação das sementes nas florestas FRP, FPP e FSP foram avaliados por análise de variância (ANOVA), seguida pelo pós-teste de Tukey (Zar, 1996). As taxas de sobrevivência e crescimento das plântulas em campo nas florestas FRP e FPP foram comparadas por meio do teste-*t* ($\alpha = 5\%$).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Biometria das sementes de *Peltogyne gracilipes*

A massa das sementes variou de 0.21 g a 0.84 g, o comprimento de 12.41 mm a 19.99 mm, largura de 8.66 mm a 13.74 mm e a espessura de 1.42 mm a 4.24 mm (Tabela 4.1).

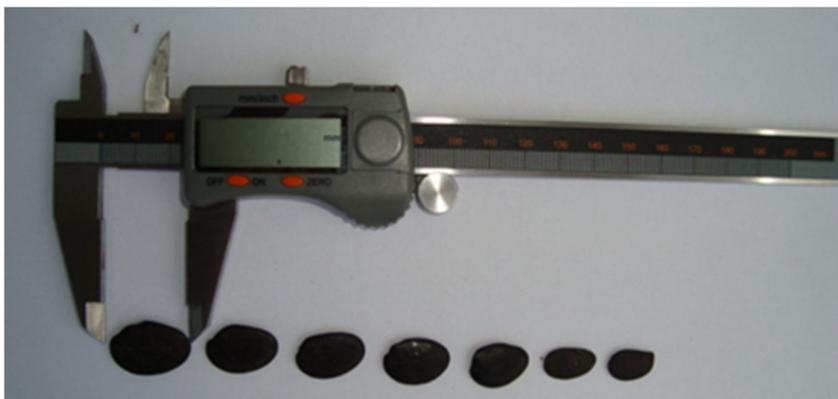


Figura 4.4 Variação no tamanho e formato das sementes sadias de *Peltogyne gracilipes* coletadas na Ilha de Maracá, Roraima, entre os meses de fevereiro e abril de 2011.

As sementes coletadas no início e no meio da dispersão apresentaram valores semelhantes de massa, comprimento, largura, e se diferenciaram apenas quanto a espessura (Tabela 4.1). O lote coletado no final da dispersão foi caracterizado por sementes mais pesadas e maiores (Figura 4.5 e 4.6), apresentando valores em média 16% (largura), 18% (comprimento) e 30% (massa) maiores que os encontrados para as sementes dos lotes coletados no início e no meio da dispersão (Tabela 4.1).

Os dois primeiros lotes coletados não se diferenciaram em relação a distribuição da massa de sementes em classes de sementes pequenas, médias e grandes, e houve o predomínio de sementes pequenas e médias. Já o último lote foi diferente dos demais por ter apresentado um percentual maior de sementes médias e grandes (Figura 4.6).

Tabela 4.1 Valores médios, máximos e mínimos da massa e das dimensões (comprimento, largura e espessura) das sementes de *Peltogyne gracilipes* dos lotes 1, 2 e 3, coletadas respectivamente no início (fevereiro), meio (março) e fim (abril) da dispersão das sementes em 2011, na Ilha de Maracá, Roraima. As médias foram comparadas por análise de variância ANOVA e pós teste de Tukey ($\alpha = 5\%$).

Lotes	Massa (g) ($p < 0,0001$; F=281,79)	Comprimento (mm) ($p < 0,0001$; F=708,20)	Largura (mm) ($p < 0,0001$; F = 540,90)	Espessura (mm) ($p < 0,0001$; F = 60,47)
1				
Média	0,44 b	16,59 b	11,92 b	3,12 a
Máximo	0,69	19,45	16,64	4,24
Mínimo	0,21	13,21	8,69	1,99
2				
Média	0,44 b	16,42 b	10,99 b	2,74 c
Máximo	0,66	20,12	13,47	3,98
Mínimo	0,24	12,71	8,96	1,42
3				
Média	0,60 a	19,99 a	13,74 a	2,96 b
Máximo	0,84	23,96	16,19	3,70
Mínimo	0,35	14,80	10,44	2,26

As médias dentro de cada coluna seguidas de letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey.

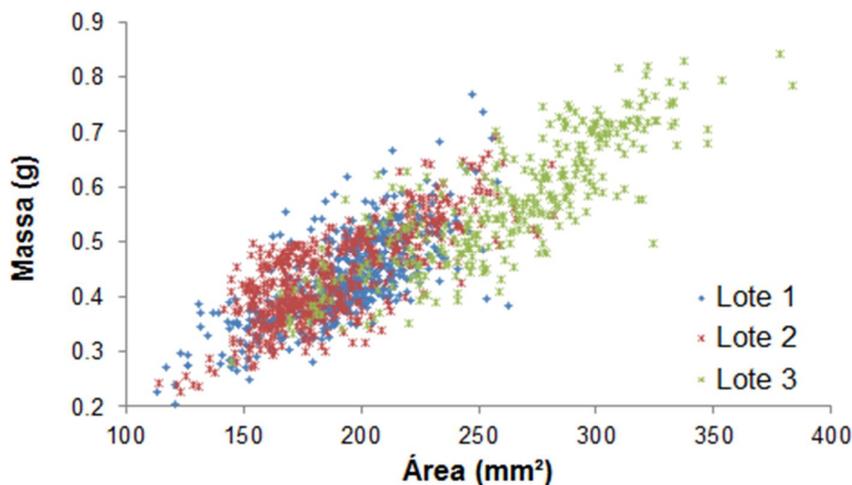


Figura 4.5 Distribuição das sementes de *Peltogyne gracilipes* em função da massa (g) e da área (mm²). As sementes foram coletadas na Ilha de Maracá Roraima. O lote 1 coletado em fevereiro/2011, lote 2 em março/2011 e lote 3 em abril/2011.

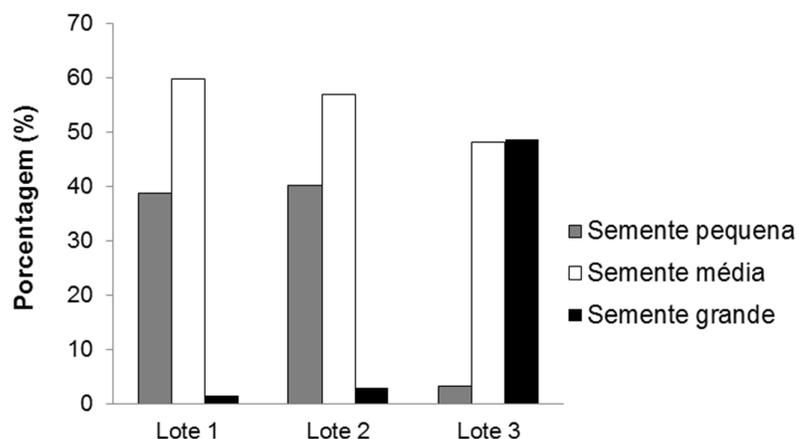


Figura 4.6 Distribuição do percentual das sementes de *Peltogyne gracilipes* do lote 1 coletado em fevereiro/2011, lote 2 em março/2011 e lote 3 em abril/2011, coletadas na Ilha de Maracá, Roraima, em classes de tamanho. Pequenas (≤ 0.35 g), médias (> 0.35 e < 0.60 g) e grandes (≥ 0.60 g).

4.3.2 Umidade inicial e absorção de água pelas sementes de *Peltogyne gracilipes*

A média geral da umidade inicial nas sementes de *Peltogyne gracilipes* foi de $19.62 \pm 4.78\%$ e não houve diferença entre sementes grandes e pequenas ($P = 0.1895$). As curvas de absorção de água pelas sementes pequenas e grandes demonstraram um processo de absorção de água semelhante, com redução da velocidade de absorção de água a partir do 6º dia de avaliação (Figura 4.7 A, B, C, D). Quanto às curvas de absorção de água de sementes grandes e pequenas, foi observado que em ambos os métodos utilizados (papel umedecido e imersão em água), as sementes pequenas tenderam a ter absorção de água inicial mais rápida (Figura 4.7 B e D). Porém, ao final do experimento as sementes grandes e pequenas atingiram em média o mesmo ganho em massa, tanto no teste realizado em papel (96.35% sementes grandes e 96.12% sementes pequena; $P = 0.8567$) quanto para a imersão das sementes em água (108.12%, sementes grandes e 105.25%, sementes pequenas; $P = 0.3456$) (Figura 4.7 A e B).

Na comparação entre os dois tratamentos foi constatado que sementes pequenas e grandes apresentaram absorção inicial mais rápida e obtiveram maior ganho final em massa de água quando submetido ao método de imersão em água (Figura 4.7 C e D).

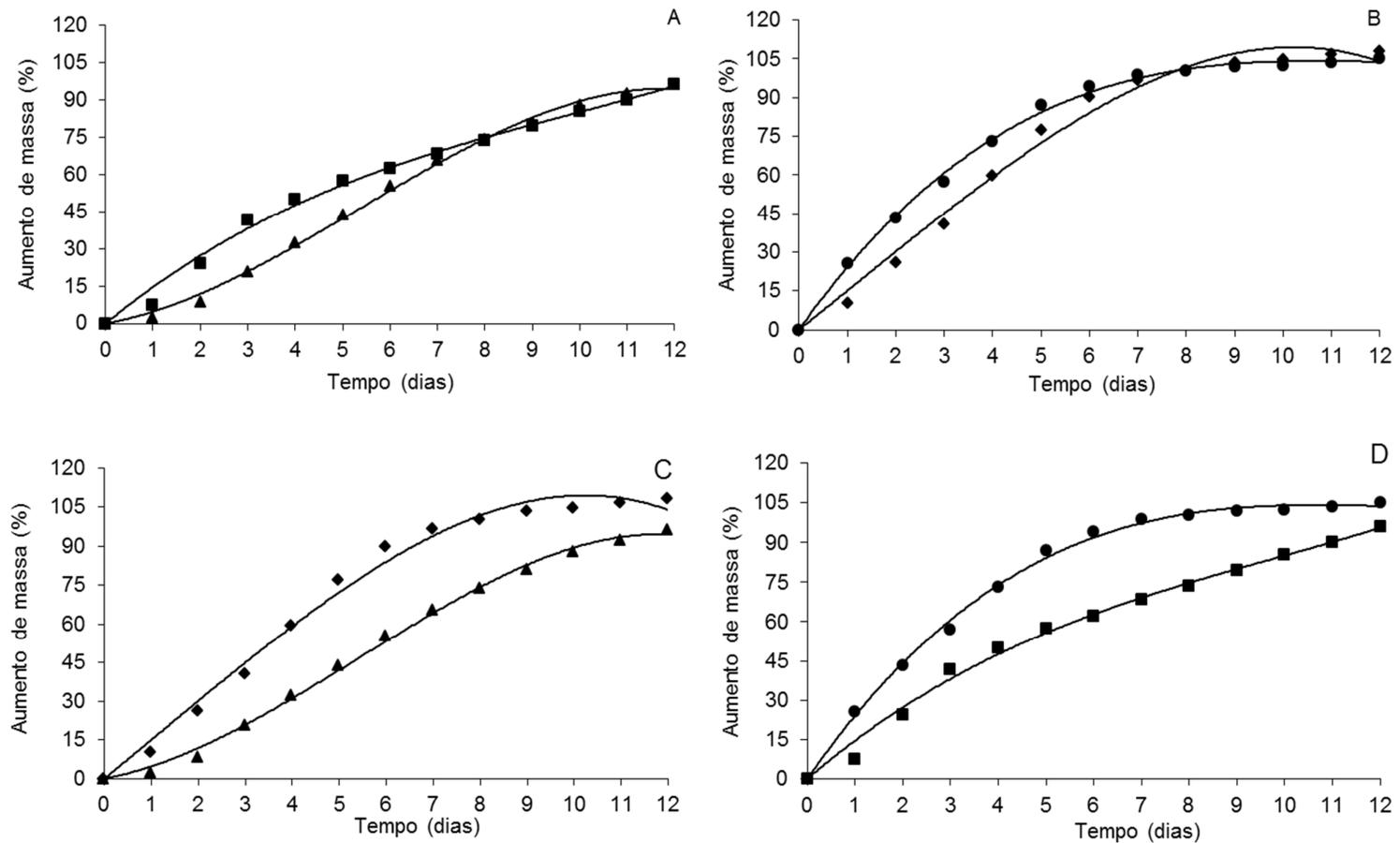


Figura 4.7 Curva de absorção de água baseado no aumento de massa (%) em relação ao peso inicial das sementes de *Peltogyne gracilipes*. A) Comparação entre sementes grandes (▲) e pequenas (■) de em papel. B) Comparação entre sementes grandes (◆) e pequenas (●) em água. C) Comparação de sementes grandes em papel (▲) e em imersão em água (◆). D) Comparação de sementes pequenas em papel (■) e em imersão em água (●).

4.3.3 Germinação das sementes de *Peltogyne gracilipes* em laboratório

O processo de germinação das sementes grandes e pequenas foi uniforme quando utilizado o método do papel germitest (Figura 4.8). As taxas de germinação foram elevadas, 100% para as sementes grandes e 90% para as sementes pequenas. Não houve diferença entre a porcentagem de germinação de sementes grandes e pequenas ($t = -1.7320$ e $P = 0.1334$) (Figura 4.9). As sementes imersas em água não germinaram. O índice de velocidade de germinação foi de 45.81 para sementes grandes e 49.98 para as pequenas. A germinação teve início no 5º dia para as sementes grandes e no 6º para as pequenas e as últimas sementes germinadas foram observadas no 11º dia para as sementes pequenas e no 12º dia para as grandes (Figura 4.8).

Com base nos resultados obtidos e nas observações feitas durante o processo de germinação, as sementes de *Peltogyne gracilipes* podem ser classificadas como fotoblásticas negativas, pois germinaram mesmo na ausência de luz. Não apresentam dormência tegumentar, já que foi obtida uma elevada taxa de germinação sem utilizar nenhum método de quebra de dormência. As raízes primárias são glabras e brancas. Durante a coleta de sementes em campo foi observado que a germinação é do tipo epígea, ficando expostos os cotilédones sobre o solo.

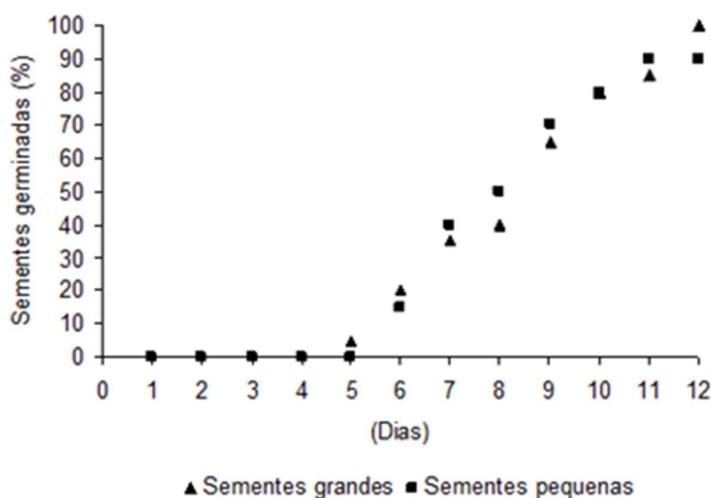


Figura 4.8 Porcentagem de germinação de sementes grandes ($\geq 0.65g$) e pequenas ($\geq 0.35g$) de *Peltogyne gracilipes* em cada dia de avaliação.

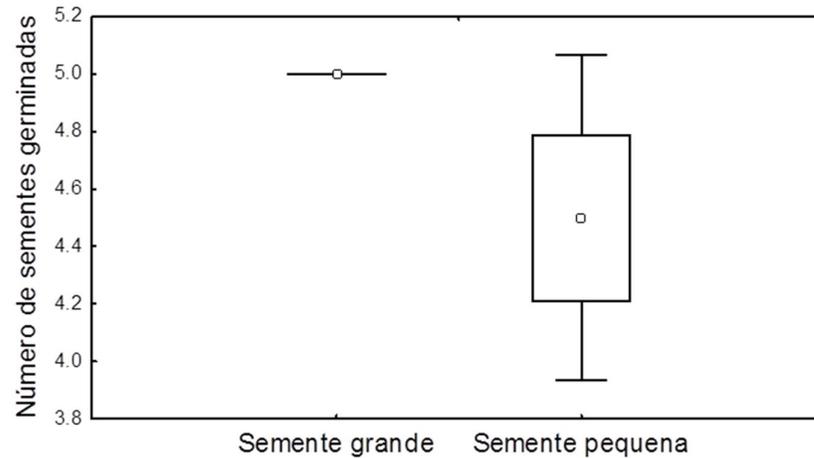


Figura 4.9 Boxplot do número de sementes grandes e pequenas germinadas de *Peltogyne gracilipes* em papel umedecido (N = 4).

4.3.4 Influência do tamanho da semente no desenvolvimento inicial de plântulas de *Peltogyne gracilipes*

A massa das sementes promoveu efeitos significativos no desenvolvimento inicial das plântulas. Após 20 dias de cultivo, verificou-se que plântulas oriundas de sementes grandes obtiveram maiores valores de diâmetro do coleto, comprimento, massa seca da raiz e massa seca da parte aérea em relação a plântulas oriundas de sementes pequenas. O único parâmetro que não foi influenciado pelo tamanho da semente foi altura da parte aérea ($t = -0.15227$ e $P = 0.88$) (Tabela 4.2).

Tabela 4.2 Parâmetros avaliados no desenvolvimento inicial de plântulas de *Peltogyne gracilipes* proveniente de sementes pequenas e grandes, cultivadas por 20 dias em casa de vegetação.

Parâmetros	Plântulas sementes pequenas	Plântulas sementes grandes
Diâmetro do coleto (mm)	1.33 (± 0.20) b	1.57 (± 0.19) a
Comprimento da raiz (cm)	15.50 (± 3.51) b	18.73 (± 3.45) a
Comprimento da parte aérea (cm)	10.67 (± 1.33) a	10.73 (± 1.05) a
Massa seca da Raiz (g)	0.14 (± 0.01) b	0.24 (± 0.01) a
Massa seca da parte aérea (g)	0.51 (± 0.05) b	0.94 (± 0.03) a

Médias seguidas de mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste-t a 5% de significância.

4.3.5 Predação das sementes de *Peltogyne gracilipes*

A taxa média de predação, considerando somente o consumo parcial da semente, variou de 3% ($\pm 6\%$) na FPP a 12.75% ($\pm 4.11\%$) na FSP (Figura 4.10), porém não houve diferenças significativas entre as florestas ($P = 0.876$). A remoção de sementes foi significativamente maior na FPP ($P = 0.001$), onde em média 95% das sementes foram removidas, já as sementes colocadas nas FRP e FSP não diferiram entre si quanto a taxa de remoção ($P = 0.999$) (Figura 4.10). Em todas as florestas o pico de sementes removidas foi durante a segunda semana de avaliação. Durante o trabalho de campo, foi observada a atividade de formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Trachymyrmex*, carregando grande quantidade de sementes inteiras para dentro do olheiro do ninho, principalmente sementes que já haviam absorvido água em algumas parcelas de FPP.

Ao final do experimento (após 14 dias) foi observado maior taxa de germinação das sementes remanescentes na FRP (63%) e ataque de fungos em 53% das sementes somente na FSP (Figura 4.10). O número de sementes intactas variou de 1% na FPP a 16% na FRP.

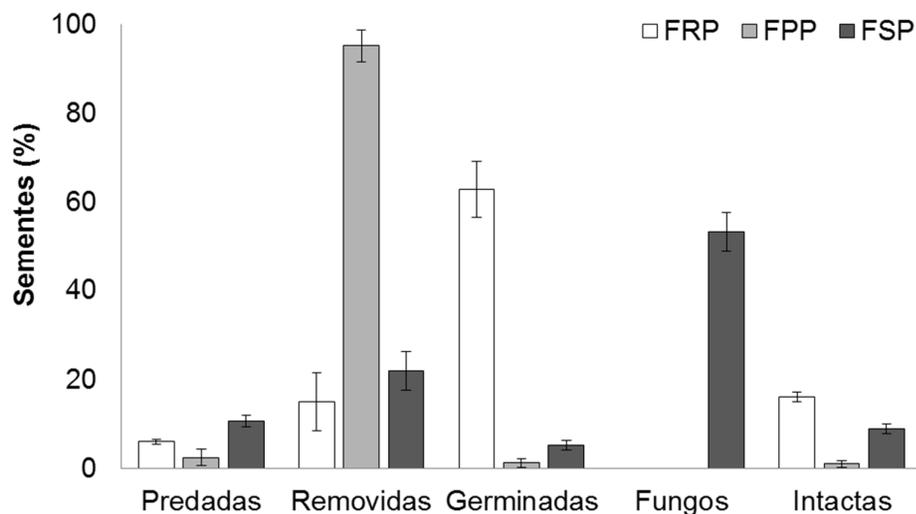


Figura 4.10 Porcentagem média (\pm erro padrão da média) de sementes de *Peltogyne gracilipes* que foram predadas, removidas, atacadas por fungos, germinaram ou permaneceram intactas na Floresta rica em *Peltogyne* (FRP), Floresta pobre em *Peltogyne* (FPP) e Floresta sem *Peltogyne* (FSP) na Ilha de Maracá, Roraima

4.3.6 Estabelecimento de plântulas de *Peltogyne gracilipes* no campo

A coorte 2 de plântulas recrutadas em abril de 2011 apresentou melhor desempenho no acúmulo de massa na parte aérea ($t = 4.88$ e $P = 0.0006$), raiz ($t = 3.65$ e $P = 0.004$) e no crescimento da raiz ($t = 10.25$ e $P \leq 0.0001$) que as plântulas da coorte 1 recrutadas em março de 2011 (Tabela 4.3). A altura final média das plântulas da coorte 1 foi menor que as plântulas da coorte 2 tanto na FRP quanto na FSP (Tabela 3). No entanto, em relação à taxa de crescimento em altura, as coortes 1 e 2 não se diferenciaram ($t = -1.077$ e $P = 0.31$). Também não houve diferença em relação à taxa de crescimento de diâmetro do coleto ($t = -0.178$ e $P = 0.862$) e ao número das folhas ($t = -0.834$ e $P = 0.43$) (Tabela 4.3).

A sobrevivência das plântulas da coorte 2, após 18 meses, não diferiu entre as florestas (Figura 4.10) ($t = 0.43$ e $P = 0.68$), já a coorte 1 teve um melhor desempenho na FRP ($t = -3.24$ e $P = 0.031$). Ao comparar as coortes, constatou-se que a coorte 2 teve maior taxa de sobrevivência ($56.10\% \pm 7.6$) ($t = 10.25$ e $P \leq 0.0001$) (Figura 4.11). Cerca de 50% das plântulas da coorte 1 morreram no primeiro intervalo de análise (março – novembro 2011) (Figura 4.11).

Tabela 4.3 Média (\pm desvio padrão) dos parâmetros utilizados para avaliar o estabelecimento inicial de duas coortes de plântulas de *Peltogyne gracilipes* recrutadas em março de 2011 (coorte 1) e em abril de 2011 (coorte 2) e acompanhadas por 18 meses na Ilha de Maracá, Roraima.

Parâmetros	Plântulas março (coorte 1)	Plântulas abril (coorte 2)
Número de folhas	2.02 (± 0.5) a	2.1 (± 0.4) a
Taxa de crescimento do coleto (%)	12.21 (± 1.89) a	12.96 (± 2.55) a
Taxa de crescimento altura (%)	29.51 (± 1.75) a	32.86 (± 5.44) a
Comprimento da raiz (cm)	12.70 (± 0.40) b	16.07 (± 0.50) a
Comprimento da parte aérea (cm)	13.38 (± 0.72) b	16.18 (± 0.74) a
Massa seca raiz (g)	0.68 (± 0.06) b	0.88 (± 0.04) a
Massa seca da parte aérea (g)	1.34 (± 0.08) b	1.53 (± 0.06) a

Médias seguidas de mesma letra na linha não diferem si pelo teste-t a 5% de significância.

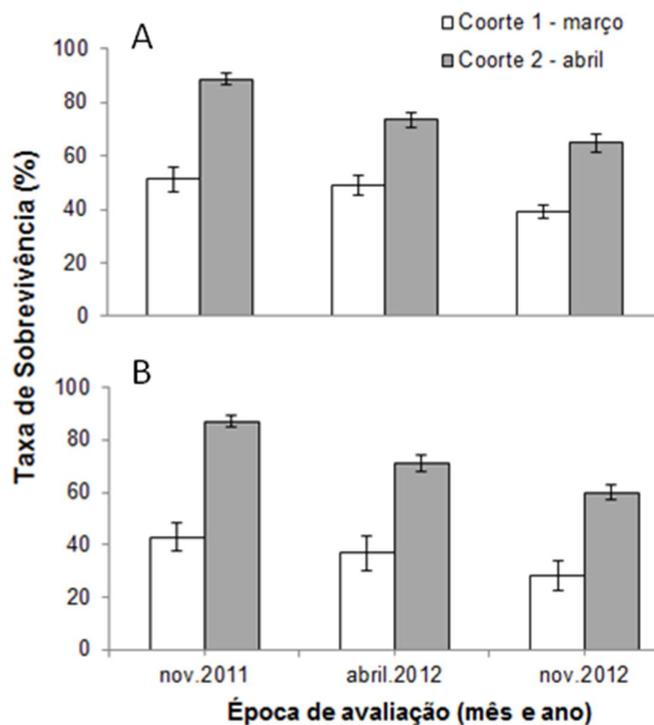


Figura 4.11 Taxa de sobrevivência média (\pm desvio padrão) das plântulas de *Peltogyne gracilipes* das coortes recrutadas em março/2011(1) e em abril de 2011 (2) ao longo de 18 meses. A) Floresta Rica em *Peltogyne* e B) Floresta Pobre em *Peltogyne* da Ilha de Maracá.

4.4 DISCUSSÃO

4.4.1 Biometria das sementes de *Peltogyne gracilipes*

O tamanho e a massa das sementes de *Peltogyne gracilipes* está abaixo dos valores reportado para espécies monodominante na revisão de Peh *et al.* (2011a). Dentre as espécies monodominante que se tem informação, somente as sementes da espécie pioneira *Aucoumea klaineana* (0.01 g) (Maisels, 2004) foram menores que as de *Peltogyne gracilipes*. O tamanho das sementes representa parte da estratégia reprodutiva das plantas. De modo geral, espécies com sementes pequenas produzem mais semente que espécies de sementes grandes (Smith e Fretwell, 1974) e são consideradas melhores colonizadoras (Coomes e Grubb, 2003). Enquanto, espécies com sementes maiores produzem plântulas normalmente com melhor desenvolvimento inicial da parte aérea e da raiz e este atributo confere vantagens, sobretudo em floresta com alta produção e acúmulo de serapilheira (Peh *et al.*, 2011a).

A variabilidade observada para a massa de sementes em *Peltogyne gracilipes* é comumente encontrada em espécies tropicais arbóreas (Thompson, 1984; Krannitz, 1997; Mendez, 1997; Vaughton e Ramsey, 1998; Castro, 1999; Simons e Johnston, 2000, Pereira *et al.*, 2011). A massa das sementes influencia a dispersão, sementes menores podem ser dispersas a distâncias maiores (Salisbury, 1974; Fenner, 1985). Portanto, essa característica pode ser vantajosa para otimizar a dispersão das sementes no espaço e reduzir a competição intraespecífica.

Normalmente a variabilidade na massa das sementes está relacionada às condições ambientais (Platenkamp e Shaw, 1993; Gutterman, 2000; Baskin e Baskin, 2001) ou a genética da planta mãe (Byers *et al.*, 1997; Hereford e Moriuchi, 2004). Como os lotes de sementes de *Peltogyne gracilipes* do início, meio e fim da dispersão foram coletados nos mesmos locais e com presença de um grande número de árvores adultas, parece pouco plausível que a variação encontrada entre eles esteja associada à heterogeneidade ambiental ou à

variabilidade genética da planta mãe. Alguns estudos têm utilizado a massa seca das sementes como indicador do ponto de maturidade fisiológica de outras leguminosas, tais como *Pterogyne nitens* Tul. (Carvalho *et al.*, 1980), *Myroxylon balsamum* (L.) Harms (Aguilar e Barciela, 1986) e *Piptadenia viridiflora* (Kunth.) (Pessoa *et al.*, 2010). Outros mostraram uma forte correlação entre a maturidade fisiológica e o aumento da massa seca das sementes devido o acúmulo de reservas nos cotilédones (Kaliangile e Grabe, 1988; Herchi *et al.*, 2012). Assim, é possível que a variação na massa das sementes de *Peltogyne gracilipes* entre os lotes analisados seja de ordem fisiológica, pois sementes maiores devem levar mais tempo para atingir a maturação fisiológica, sendo dispersas tardiamente.

Já do ponto de vista ecológico, esse resultado pode ser interpretado como uma adaptação de *Peltogyne gracilipes*. Essa hipótese se fortalece com o sincronismo existente entre a dispersão das sementes maiores durante o início do período chuvoso. O clima no estado de Roraima é marcado por uma forte sazonalidade com períodos de chuvas e seca. As chuvas normalmente iniciam em abril e se estendem até agosto, quando começam a se tornar mais escassas, sendo normalmente o período mais seco entre os meses de novembro a fevereiro (Figura 4.1). Portanto, os lotes 1 e 2 foram coletados na estação seca e o lote 3 na transição entre as estações seca e chuvosa. É possível que haja o investimento parental na produção sementes maiores e mais pesadas para serem dispersas no período mais propício à germinação, quando as chuvas se intensificam na região de Maracá. Desse modo, as sementes maiores de *Peltogyne gracilipes* ficam menos sujeitas à ação dos predadores e a perda de viabilidade, obtendo melhor taxa de germinação em relação às sementes menores dispersas precocemente ainda no período seco.

4.4.2 Embebição de água pelas sementes de *Peltogyne gracilipes*

Para sementes de *Peltogyne gracilipes*, o processo de absorção de água não foi claramente definido em três fases como proposto por Bewley (1997), cujo

modelo é caracterizado pela rápida absorção na fase I, redução acentuada da velocidade de absorção em II e aceleração no processo de absorção e das atividades respiratórias que culminam com protrusão do eixo embrionário na fase III. Nos resultados obtidos foi observada a ausência da estabilização no ganho em massa de água durante a fase II, isto indica que o potencial osmótico não foi completamente anulado pelo potencial de parede e a semente continuou absorvendo água até a germinação (Castro e Hilhorst, 2004).

De maneira geral, os resultados da avaliação da absorção de água demonstram que as sementes de *Peltogyne gracilipes* apresentaram menor velocidade de embebição quando comparada com sementes de outras espécies arbóreas da mesma família botânica (Leguminosae) *Clitoria fairchildiana* (Silva e Carvalho, 2008), *Peltophorum dubium* (Guimarães *et al.*, 2011), *Caesalpinia pyramidalis* (Oliveira, 2011) e *Albizia lebbek* (L.) Benth (Dutra, 2008), que atingiram o início da fase III, que antecede o evento da protrusão da radícula segundo Bewley (1997), entre 24 – 90 horas (1 a 4 dias). Para essas espécies, a rápida absorção de água com as três fases fisiológicas do processo bem definidas, pode ser uma vantagem porque ficam menos expostas às adversidades ambientais, desde que a disponibilidade dos recursos e as condições necessárias à germinação não sejam interrompidos. Mas ao mesmo tempo, a absorção lenta de água pode também ser benéfica, pois as sementes absorvendo água lentamente podem ter maior resistência a pequenos estresses hídricos durante o processo de embebição de água. Além disso, a lenta absorção de água permite a atuação de mecanismos naturais de reparo das membranas, evitando danos físicos celulares ocasionados por uma embebição rápida (Mc Donald, 2000).

Um período relativamente longo de imersão das sementes em água pode comprometer as trocas gasosas, ocasionando a morte pela falta de O₂ para o embrião (Franco *et al.*, 1997; Lima *et al.*, 2004). A não ocorrência de germinação nas sementes do experimento de imersão em água sugere que as sementes apresentem capacidade limitada para germinar em áreas alagadas por períodos extensos. Sabe-se que indivíduos adultos de *Peltogyne gracilipes* são encontrados em áreas mais baixas recortadas por pequenos igarapés no interior da Ilha de Maracá, que durante a época das chuvas, período posterior à

dispersão das sementes, normalmente transbordam e essas áreas de baixadas passam por períodos curtos de alagamento. Esse resultado indica que as sementes de *Peltogyne gracilipes* não são capazes de germinar em ambientes que permanecem alagados por período superior a 12 dias.

4.4.3 Germinação das sementes em laboratório

Os resultados da avaliação da germinação das sementes de *Peltogyne gracilipes* em laboratório indicam que essa espécie não possui dormência. A germinação tipo epígea, na qual os cotilédones emergem acima do solo, está associada ao tamanho das sementes de *Peltogyne gracilipes*. Espécies com sementes muito grandes não apresentam esse tipo de germinação, pois a plântula recém-germinada não suporta o peso dos cotilédones (Garwood, 1996; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2001; Zanne *et al.*, 2005). As taxas elevadas de germinação como as obtidas para *Peltogyne gracilipes* também foram relatadas para outras leguminosas como *Dimorphandra mollis* Benth (Freitas *et al.*, 2009; Hermansen *et al.*, 2000), *D. wilsonii* Rizz (Freitas *et al.*, 2009), *Acacia aroma*, *A. cavens* e *A. furcatispina* (Funes e Venie, 2006) e *Ormosia semicastrata* (Yang *et al.*, 2013). Como em laboratório as taxas e a velocidade de germinação das sementes grandes e pequenas de *Peltogyne gracilipes* não diferiram, pode-se afirmar que as sementes pequenas, dispersas entre os meses de fevereiro a março, não eram imaturas e tinham a mesma capacidade fisiológica para germinar em campo que as sementes maiores dispersas em abril. No entanto, é possível que no campo a taxa de germinação das sementes de *Peltogyne gracilipes* dispersas primeiro seja menor devido às condições ambientais desfavoráveis, sobretudo em relação à disponibilidade de água neste período, que ainda sofre variações.

4.4.4 Predação, remoção e germinação das sementes de *Peltogyne gracilipes* no campo

Embora as taxas de predação de sementes de uma mesma espécie, possam variar no espaço e no tempo (Crawley, 1992), a baixa predação de sementes de *Peltogyne gracilipes* parece ser uma característica da espécie em todo evento de frutificação, uma vez que os resultados encontrados estão de acordo com os relatados por Nascimento e Proctor (1996), que também avaliaram a predação dessa espécie na mesma área de estudo. Grande parte das sementes predadas do presente estudo, tinham pequenos orifícios arredondados, sinais de ataque de larvas de coleópteros, como também foi verificado por Nascimento *et al.* (1996). A baixa predação de sementes de *Peltogyne gracilipes* pode estar associada à estratégia reprodutiva de frutificação em massa “masting fruiting”, uma característica adquirida em resposta ao ataque de predadores de sementes (Janzen, 1971; 1976; Silvertown, 1980; Ims, 1990; Sork, 1993; Kelly, 1994; Kelly e Sork, 2002).

A frutificação em massa é uma estratégia importante para minimizar a predação de sementes e também está entre os principais mecanismos associados à monodominância de algumas espécies (Torti *et al.*, 2001), tais como *Dicymbe corymbosa* (Henkel *et al.*, 2005), *Microberlinia bisulcata* (Green e Newbery, 2002), *Gilbertiodendron dewevrei* (Gerard, 1960) *Dicymbe altsonii* (Zagt, 1997) e algumas Dipterocarpaceas (Janzen, 1974). Segundo Peh *et al.* (2011a), existem duas teorias que podem explicar a relação entre a monodominância e a frutificação em massa. 1) A grande quantidade de frutos disponível quando espécies com frutificação em massa se reproduz pode saciar a população de predadores de sementes, aumentando a sobrevivência das sementes (Kelly e Sork, 2002). Porém, segundo a hipótese do escape de Howe e Smallwood (1982), a mortalidade de sementes de espécie com frutificação em massa pode ser elevada devido à alta agregação das sementes, o que facilita a localização pelos predadores. 2) A frutificação supra anual e com intervalos irregulares colabora para manter a população de predadores em baixa (Turner, 2001).

A duração do período de dispersão das sementes também pode ter um efeito negativo sobre a predação de sementes (Curran e Webb, 2000; Stevenson, 2007). Alguns estudos mostraram que a predação de sementes por insetos foi maior no início da dispersão das sementes (Wright, 1990; von Allmen *et al.*,

2004). Provavelmente a predação das sementes é reduzida ao longo do processo de dispersão pela saciedade da população de predadores. No caso de *Peltogyne gracilipes*, as primeiras sementes dispersas são menores, o que pode indiciar mais uma adaptação da espécie em dispersar primeiro as sementes menores para saciar os predadores e reduzir o ataque sobre as sementes maiores.

Os resultados encontrados pela comparação da predação de sementes de *Peltogyne gracilipes* entre as FRP e FPP diferiram do relatado por Nascimento e Proctor (1996), que obtiveram maior taxa de predação de sementes na FRP (16%). Provavelmente a diferença entre esses resultados deve-se a metodologia utilizada. Nascimento e Proctor (1996) avaliaram a predação de sementes de *Peltogyne gracilipes* nas FRP e FPP por contagem de sementes predadas e sadias em “quadrats” de 50 cm x 50 cm que eram alocados aleatoriamente no chão da FRP e FPP. Dessa forma não houve o efeito da remoção das sementes sobre os resultados e o tempo de exposição das sementes aos agentes predadores não foi controlado como no presente estudo. Além disso, as sementes que permaneceram intactas na FRP poderiam também, com o decorrer do tempo, sofrer o ataque de predadores e isso poderia diferenciar a taxa de predação entre a FRP e FPP. Os resultados para remoção de sementes de *Peltogyne gracilipes* estão de acordo com Nascimento e Proctor (1996). A alta remoção das sementes de *Peltogyne gracilipes* na FPP pode ser um fator limitador da germinação, contribuindo para a menor dominância de *Peltogyne gracilipes* nessa floresta. Os principais removedores de sementes são formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Trachymyrmex*. Nascimento e Proctor (1996) também observaram que essas formigas tem preferência por sementes úmidas e amolecidas, talvez por facilitar o corte das sementes. Isso corrobora o fato da maior parte das sementes ser removida no segundo intervalo de análise.

Alguns autores defendem que a predação de sementes não é necessariamente letal, principalmente quando o agente predador é de pequeno porte como larvas e insetos que consomem a semente parcialmente e não danificam o embrião (Dalling *et al.*, 1997; Mack, 1998; Dalling e Harms, 1999; Harms e Dalling, 2000; Mendoza, 2005). O mesmo ocorre com a remoção de sementes, que em alguns casos é assumida como um mecanismo de dispersão

secundária, (Hanzawa *et al.*, 1988; Hughes e Westoby, 1992; Vander Wall *et al.*, 2005; Arnan *et al.*, 2012; Peco *et al.*, 2014). Para *Peltogyne gracilipes*, não foi observada a germinação de sementes predadas, mas sim o processo de decomposição das sementes que foram parcialmente consumidas. A remoção das sementes de *Peltogyne gracilipes* por formigas do gênero *Atta* e *Trachymyrmex* também não pode ser entendida como dispersão secundária, pois além das formigas cortarem a maioria das sementes antes de carregá-las para o ninho, os fungos que vivem em simbiose com essas formigas provavelmente contaminarão as sementes. Portanto, tanto a predação quanto a remoção de sementes parecem ser fatores que diminuem a viabilidade das sementes de *Peltogyne gracilipes*, sobretudo na FPP.

As florestas FRP e FSP não diferiram em relação à predação e a remoção das sementes de *Peltogyne gracilipes*. No entanto, mesmo com muitas sementes disponíveis, que não haviam sido predadas ou removidas, a germinação foi muito baixa na FSP. É provável que esse resultado esteja associado ao ataque de fungos, que praticamente contaminou todas as sementes que permaneceram no local do experimento. A redução da viabilidade das sementes por ataques de fungos já foi relatado em outros estudos (Gilbert, 2002; Schafer e Kotanen, 2003; Schafer e Kotanen, 2004; O'Hanlon-Manners e Kotanen, 2006; Terborgh, 2012). A atividade de fungos em florestas tropicais é maior em ambientes úmidos e em sub-bosques sombreados do que em áreas com dossel aberto (Augspurger, 1983; Augspurger e Kelly, 1984; Kitajima e Augspurger, 1989; Dalling *et al.*, 1998; Schafer e Kotanen, 2003). A FSP, ao contrário da FRP, tem um baixo número de espécies decíduas (Thompson *et al.*, 1992) e por isso mantêm o dossel mais fechado durante todo ano. Portanto, o sombreamento mais intenso pode propiciar a maior proliferação de fungos que atacam sementes na FSP em relação à FRP.

4.4.5 Desenvolvimento inicial de *Peltogyne gracilipes*

Para a maioria das espécies, a variação do tamanho das sementes afeta diretamente o crescimento inicial das plântulas (Seiwa, 2000; Moles e Westoby, 2004, Nogueira *et al.*, 2014). As plântulas oriundas de sementes grandes

normalmente investem as reservas adicionais dos cotilédones no desenvolvimento do sistema radicular e parte aérea, resultando em maior produção de biomassa inicial (Weis, 1982; Wulff, 1986; Eriksson, 1999, Meyer e Carlson, 2001; Benard e Toft, 2008). Isto corrobora o resultado de melhor desempenho no crescimento inicial para as plântulas de *Peltogyne gracilipes* de sementes grandes em casa de vegetação. Resultados semelhantes foram relatados para outras espécies como *Eugenia uniflora* L., (Klein *et al.*, 2007), *Psychotria spp.* (Paz e Martínez-Ramos, 2003), e *Prunus jenkinsii* Hook.f. e Thoms (Upadhyay *et al.*, 2007).

Embora o tamanho das sementes das plântulas das coortes 1 e 2 não tenha sido avaliado diretamente, é possível que diferenças no acúmulo de biomassa de raiz e parte aérea e na taxa de sobrevivência entre as plântulas das coortes 1 e 2 estejam associados ao tamanho das sementes. Comparando o desempenho das plântulas de *Peltogyne gracilipes* das duas coortes no campo com a análise da biometria das sementes e o desenvolvimento inicial de plântulas oriundas de sementes grandes e pequenas, é provável que a coorte 1 seja oriunda de sementes com características biométricas semelhantes aos lotes 1 e 2 (sementes menores) dispersas em fevereiro e março de 2011 e a coorte 2 procedente das sementes do lote 3 (sementes maiores) dispersas em abril de 2011.

O primeiro intervalo de análise, entre março e novembro de 2011, foi o mais crítico para a coorte 1, onde foi observado mortalidade da maior parte das plântulas. Nesse período as chuvas são mais frequentes e intensas e o dossel das florestas com presença de *Peltogyne gracilipes* se torna mais fechado devido a presença de folhas nas árvores dessa espécie. Montgomery e Chazdon (2002) reportaram que a disponibilidade de luz no chão da floresta é um fator importante para o crescimento e sobrevivência de plântulas. As plântulas em floresta tropical com cobertura do dossel bastante densa recebem em média de 1 a 2% do total de radiação solar incidente sobre o dossel (Lee *et al.*, 1996). Para espécies secundárias tardias e tolerantes ao sombreamento como *Peltogyne gracilipes*, mecanismos que aumentam a eficiência fotossintética são extremamente importantes para a sobrevivência das plântulas. Quando a disponibilidade de luz é

baixa, normalmente há maior alocação de biomassa das plântulas para as folhas para aumentar a capacidade fotossintética (Pearcy e Sims, 1994; Poorter e Rose, 2005). Além da biomassa alocada na parte aérea, o sistema radicular mais desenvolvido também pode contribuir para o balanço entre a demanda por nutrientes e a absorção de energia luminosa (Huston e Smith, 1987).

As plântulas de *Peltogyne gracilipes* se desenvolveram muito lentamente, durante os 19 meses de análise, poucos indivíduos emitiram novas folhas. Assim, a diferença na sobrevivência entre as coortes 1 e 2 no primeiro intervalo, parece estar associado ao melhor desenvolvimento inicial da coorte 2, favorecida pela maior reserva de nutrientes contidas nas sementes. No entanto, também é possível que algumas plântulas de ambas as coortes tenham morrido nesse período chuvoso devido ao encharcamento do solo.

4.4.6 Implicações das características das sementes e da germinação de *Peltogyne gracilipes* sobre a monodominância da espécie

A abundância de uma espécie no banco de plântulas é condicionada por três taxas demográficas: o recrutamento no banco de plântulas, a sobrevivência e o crescimento, que garantem que um indivíduo avance nos estágios ontogenéticos (Comita *et al.*, 2007). A taxa de recrutamento de plântulas de uma espécie é limitada principalmente pela produção de sementes dos indivíduos adultos. A grande quantidade e a qualidade das sementes produzidas por *P. gracilipes* garantem o seu sucesso na germinação e no estabelecimento inicial das plântulas. Isso indica que essa espécie pode ter uma história de vida diferenciada de grande parte das espécies coexistente na FRP, investindo mais recursos na reprodução.

A variação entre as espécies no número de plântulas recrutadas por indivíduo adulto reprodutivo resulta das diferentes estratégias de histórias de vida. Por exemplo, espécies do sub-dosel, que normalmente apresentam copa e sistema radicular menos desenvolvido, invistam menos na reprodução, devido ao acesso limitado aos recursos vitais como água, nutrientes e luz que as espécies do dossel ou emergentes (Comita *et al.*, 2007). Assim, é esperado que espécies

emergentes como *P. gracilipes* tenham um maior recrutamento de plântulas por indivíduo adulto que espécies de menor estatura. De acordo com Whitmore (1998), o recrutamento per capita também está associado à demanda por luz de cada espécie. Espécies climáx tolerantes ao sombreamento normalmente tem uma boa taxa de recrutamento e sobrevivência no banco de plântulas.

O processo de colonização por uma espécie arbórea depende principalmente de dois fatores, a produção de sementes viáveis e a dispersão, os quais estão diretamente associados ao sucesso na germinação e na sobrevivência das plântulas (Clark *et al.*, 1998; Nathan e Muller-Landau, 2000; Wang e Smith, 2002). No caso de *P. gracilipes*, o bom recrutamento mesmo quando há grande quantidade de propágulos disponível e a baixa dispersão das sementes, contrária a hipótese de Janzen (1970) e Connell (1971). A baixa mortalidade das sementes e das plântulas de *P. gracilipes* na FRP permite um alto recrutamento de descendentes mesmo próximos aos adultos da mesma espécie. De acordo como Hubbell (1980), a alta agregação de plântulas, jovens e adultos de *P. gracilipes* pode aumentar a exclusão interespecífica, reduzindo a diversidade de espécies arbóreas.

Algumas características inerentes às sementes de *Peltogyne gracilipes* podem em conjunto contribuir para o entendimento da formação e manutenção dos grupamentos monodominantes dessa espécie. 1) A baixa predação e dispersão dessas sementes aliada à germinação relativamente rápida e elevada, favorecem a formação de um denso banco de plântulas que pode garantir o sucesso na competição interespecífica, sobretudo na fase do desenvolvimento inicial das plântulas. 2) Sementes menores e mais leves podem maturar mais cedo e ser dispersas a distâncias maiores da planta mãe em relação às sementes maiores (Leishman *et al.*, 2000; Nathan *et al.*, 2002; Tackenberg, 2003). Portanto, a variabilidade no tamanho e massa das sementes é importante para otimizar a distribuição das sementes no espaço e no tempo, reduzindo a competição intraespecífica entre plântulas de uma mesma coorte, oriunda do tamanho das sementes (Janzen, 1977; Capinera, 1979; Thompson, 1984; McGinley *et al.*, 1987; Simons e Johnston, 2000) e também da predação (Janzen, 1971). 3) A dispersão das sementes maiores, que darão origem à plântulas mais vigorosas,

justamente no período mais propício a germinação, no início das chuvas. A interação entre essas características atribui a *Peltogyne gracilipes* vantagens extremamente importantes, que interferem diretamente no sucesso da germinação, estabelecimento inicial, competição e, conseqüentemente, na formação de um banco de plântulas dominado por *Peltogyne gracilipes*, condição fundamental para a manutenção da monodominância dessa espécie em grandes porções florestais na Ilha de Maracá.

4.5 CONCLUSÕES

A biometria das sementes de *Peltogyne gracilipes* variou quanto ao período de coleta, sendo as sementes maiores encontradas no mês de abril, final do evento de dispersão das sementes e início das chuvas na região da Ilha de Maracá.

O tamanho das sementes não influenciou o processo de absorção de água tampouco a germinabilidade das sementes, portanto o tamanho das sementes não está associado à maturação ou a sua qualidade fisiológica.

O desenvolvimento inicial das plântulas foi diretamente influenciado pelo tamanho das sementes, tendo melhor desempenho as plântulas provenientes das sementes grandes.

A predação das sementes de *Peltogyne gracilipes* foi baixa e não houve diferença entre as florestas analisadas. A remoção de sementes por formigas cortadeiras foi maior na FPP e na FSP foi observado o taque por fungos em muitas sementes.

Plântulas de *P. gracilipes* recrutadas nas FRP e FPP no final de Abril de 2011 tiveram melhor desenvolvimento inicial e maior taxa de sobrevivência quando comparado as plântulas recrutadas em Março de 2011, provavelmente devido a diferença no tamanho das sementes que deram origem a essas duas coortes de plântulas.

A estratégia reprodutiva de *Peltogyne gracilipes* parece estar fortemente adaptada às condições ambientais, além de características que colaboram para reduzir a predação das sementes e aumentar a taxa de germinação, tais como frutificação em massa e variabilidade do tamanho das sementes. Esses fatores em conjunto parecem ser extremamente úteis para garantir o sucesso da regeneração e para manter o caráter monodominantes de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá na FRP.

5 CAPÍTULO II

Efeito da seca na composição florística, estrutura da comunidade arbórea e na dinâmica de uma floresta Amazônica monodominante e das florestas mistas adjacentes

RESUMO

Os eventos de seca na região amazônica estão associados à ocorrência dos El Niños que ocasionam o aumento das temperaturas e redução das chuvas. A partir dos anos 70, os eventos de seca se tornaram mais intensos e frequentes, provocando modificações na dinâmica das florestas maduras da Amazônia. Os efeitos da seca sobre as florestas e as populações arbóreas variam de acordo com a sensibilidade de cada uma delas e ainda são pouco conhecidos. O objetivo desse trabalho foi avaliar o efeito das secas sobre a estrutura e dinâmica de três florestas da Ilha de Maracá (Floresta Rica em *Peltogyne* – FRP; Floresta Pobre em *Peltogyne* – FPP e Floresta Sem *Peltogyne* – FSP). Todos os indivíduos das espécies arbóreas com ≥ 10 cm de DAP foram inventariados em 1991, 2003 e 2011. Entre 1991 e 2003 foram registrados a ocorrência de quatro eventos de El Niño (1991, 1998, 2001 e 2003) e entre 2003 e 2011 somente dois (2007 e 2010). Para verificar se a intensidade das secas variou entre intervalos 1991-2003 e 2003-2011 foi utilizada a diferença no déficit hídrico máximo mensal acumulado (DHMA). Com base na contagem e medida dos indivíduos em cada inventário foram calculadas as taxas de dinâmica (recrutamento, mortalidade, ganho e perda em área basal), taxa de crescimento em DAP e a variação na biomassa entre os dois intervalos. Devido a maior intensidade e frequência das secas, o DHMA foi negativo no período entre 1991-2003 ($-38.01 \text{ mm.mês}^{-1}$) e positivo entre 2003-2011 ($47.26 \text{ mm.mês}^{-1}$). Algumas mudanças na composição florística dessas florestas, como a substituição de espécies secundárias por pioneiras, podem estar associadas à seca. A riqueza de espécies das florestas permaneceu inalterada entre os inventários, com exceção da FSP, onde houve discreta redução. Entre 1991-2003, período mais seco, as florestas analisadas apresentaram maiores taxas de mortalidade, perda em área basal, biomassa e menor taxa de recrutamento em relação ao intervalo entre 2003-2011. Também houve redução no crescimento em DAP dos indivíduos entre 1991-2003, principalmente das árvores com DAP ≥ 40 cm. A maioria das espécies foram negativamente afetadas pela seca, no entanto houve algumas exceções como *Peltogyne gracilipes*, *Simarouba amara*, *Pouteria hispida* e *Lecythis corrugata* que

foram tolerantes. Com o aumento da frequência e intensidade das secas é provável que as florestas em Maracá passem de sumidouros a potenciais fontes de carbono, no entanto, isso pode ser benéfico para a monodominância de *P. gracilipes*, já que essa espécie foi tolerante à seca e tem um alto potencial colonizador.

Palavras-chave: Seca, dinâmica, crescimento em DAP, monodominância de *Peltogyne gracilipes*.

5.1 INTRODUÇÃO

Em florestas tropicais maduras é esperado o equilíbrio entre as taxas de mortalidade e recrutamento, bem como entre o ganho e perda de biomassa (Lieberman *et al.*, 1985; Swaine *et al.*, 1987; Rankin-de-Merona *et al.*, 1990). No entanto, o balanço da dinâmica das florestas amazônicas maduras e não fragmentadas ao longo dos últimos 50 anos, têm revelado uma tendência de aumento na taxa de crescimento, recrutamento e mortalidade (Phillips *et al.*, 2008), da biomassa das árvores (Phillips *et al.*, 1998; Baker *et al.*, 2004; Clark, 2002; Phillips *et al.*, 2002a) e do número de indivíduos (Phillips *et al.*, 2004). O aumento da temperatura, radiação solar e da concentração de CO₂ e N na atmosfera estão entre as principais causas da aceleração da dinâmica das florestas Amazônicas (Lewis *et al.*, 2004).

As alterações no regime de chuvas e aumento das temperaturas se acentuaram a partir dos anos 70 (IPCC, 2013). Entre os anos 70-80 a Amazônia experimentou um período de redução na precipitação, que se repetiu a partir dos anos 90 e se mantém até hoje (Gloor, *et al.*, 2013). Os eventos recentes de El Niño-Oscilações do sul (ENSO) (1995, 1998, 2005 e 2010), os quais foram muito intensos no Oeste da Amazônia (Villar *et al.*, 2011) causaram considerável redução da precipitação anual (Gloor, *et al.*, 2013), além do aumento da temperatura e redução da umidade relativa do ar (Tomasella *et al.*, 2013). As grandes secas registradas para a Amazônia estavam associadas aos eventos de El Niño (Aragão *et al.*, 2007; Marengo *et al.* 2008; Yoon e Zeng 2010) e resultaram no aumento do déficit hídrico (Williams *et al.*, 2007). As árvores rapidamente respondem ao déficit hídrico com a redução da evapotranspiração por meio do controle dos estômatos e da área foliar (Bréda *et al.*, 2006). No entanto, essas estratégias reduzem a respiração (Dale *et al.*, 2001; Shi *et al.*, 2014) e a produtividade primária (Phillips *et al.*, 2009; Zhao e Running, 2010; Shi *et al.*, 2014), reduzindo a taxa de crescimento (Clark e Clark, 2010) e aumentando a taxa de mortalidade das árvores (Nepstad *et al.* 2004; Phillips *et al.*, 2009).

Os efeitos da seca sobre as florestas e as populações de árvores variam de acordo com a sensibilidade de cada uma delas (Suarez *et al.*, 2004; Gitlin *et al.*, 2006; Fensham e Fairfax, 2007; Newbery e Lingfelder, 2009; Phillips *et al.*, 2009). Florestas estacionais podem ser mais resistentes aos efeitos da seca (Malhi *et al.*, 2004), assim como espécies com madeira de alta densidade (Phillips *et al.*, 2010). Ainda não se sabe qual é o real efeito das mudanças climáticas sobre a diversidade de plantas em florestas tropicais, mas é esperada redução na riqueza de espécies da comunidade arbórea (Jentsch, 2007; Smith, 2011), extinção de muitas espécies raras e endêmicas (Hubbell *et al.*, 2008) e favorecimento das espécies pioneiras pela abertura de clareiras proporcionada pela morte de grandes indivíduos (Phillips e Gentry, 1994; Phillips *et al.*, 2004; Baker *et al.*, 2009).

Além das variações climáticas, a heterogeneidade ambiental das florestas tropicais também influencia no estoque de biomassa arbórea (Laurance *et al.*, 1999; Chave *et al.*, 2001, 2003). Algumas análises em menor escala têm mostrado que as características edáficas e topográficas podem afetar a composição de espécies de plantas (Harms *et al.*, 2001; Russo *et al.*, 2005; John *et al.*, 2007; Costa *et al.*, 2005), a taxa de mortalidade (Gale e Barfod, 1999; Gale, 2000; Nepstad *et al.*, 2007; Chao *et al.*, 2009; Ferry *et al.*, 2010) e o crescimento das espécies arbóreas (Laurance *et al.*, 1999; Castilho *et al.*, 2006). A maioria dos estudos reconhecem diferenças na biomassa entre as diferentes fisionomias florestais na Amazônia (Houghton *et al.*, 2001), porém essa variação é ainda pouco documentada (Houghton, 2005).

Estudos de longa duração são essenciais para verificar o efeito das mudanças climáticas e até mesmo da heterogeneidade ambiental sobre a dinâmica das florestas tropicais. No entanto, esses estudos são raros e por isso o acompanhamento da dinâmica das florestas na Ilha de Maracá (RR), tem grande relevância por sua série temporal de quase 20 anos e por contemplar uma das raras florestas monodominante da Amazônia, a floresta de *Peltogyne gracilipes* (Nascimento *et al.*, 2014). Os eventos de seca historicamente fazem parte do regime climático do estado de Roraima, desde o início do monitoramento das florestas em Maracá, em 1991, houve pelo menos 5 eventos críticos de seca

associadas ao El Niño que ocorreram em 1991-1992, 1998, 2001, 2003, 2007 e 2010 (Barbosa *et al.*, 2003; Nascimento *et al.*, 2013). Os resultados da dinâmica geral das comunidades arbóreas da Ilha de Maracá apresentados nesse capítulo já foram publicados por Nascimento *et al.* (2014), no entanto, o efeito da seca sobre a dinâmica das florestas em Maracá e suas populações mais abundantes ainda não havia sido abordado.

Desse modo, o objetivo neste capítulo foi verificar o efeito da seca sobre a composição florística, a dinâmica de três tipos florestais em Maracá, bem como de suas principais populações de espécies arbóreas. As questões abordadas foram (i) Houve alterações na composição florística e na estrutura das florestas em Maracá relacionadas aos eventos de secas? (ii) A dinâmica das comunidades arbóreas, das populações e o crescimento das árvores foram afetadas pelas grandes secas ocorridas entre 1991-2003? (iii) A mortalidade e o crescimento das árvores variou em relação as classes diamétricas? (iv) Qual foi o efeito do período das grandes secas sobre a população e a monodominância de *Peltogyne gracilipes*? As hipóteses testadas foram: i) Sim, as espécies mais sensíveis à seca foram substituídas por espécies mais resistentes, resultando em pequenas modificações na composição florística e na estrutura das florestas avaliadas. ii) As secas causam maiores taxas de mortalidade, redução no recrutamento e na taxa de crescimento das espécies sensíveis. iii) Árvores maiores sofrem mais os efeitos da seca e por isso apresentam maior mortalidade ou maior redução no crescimento em DAP. iv) *Peltogyne gracilipes* é uma espécie tolerante à seca e por isso espera-se que sua dominância aumente caso as secas se tornem mais frequentes.

5.2 MATERIAL E MÉTODOS

5.2.1 Área de estudo

Localização: (item 3.1)

Histórico de ocupação: (item 3.2)

Clima: (item 3.3)

Geomorfologia e solos: (item 3.4)

Vegetação: (item 3.5)

5.2.2 Análise da ocorrência de secas em Maracá

A série histórica dos dados disponível da estação meteorológica da Ilha de Maracá apresentou muitas falhas, principalmente a partir do ano 2000. Optou-se pelos dados da estação agrometeorológica de Boa Vista – RR (estação 82024) que tem uma série histórica mais longa e constante, e com regime de distribuição de chuvas muito semelhante à região de Maracá.

Para identificar a intensidade e a duração dos períodos de seca em uma série temporal longa (1966 a 2011) foi utilizado o método proposto por Aragão *et al.* (2007). O déficit hídrico mensal máximo acumulado (DHMA) foi adotado como uma medida para verificar a severidade dos períodos secos. A expressão déficit hídrico designa uma situação na qual as precipitações exibem valores inferiores aos da evaporação e a transpiração das plantas. Para isso, foi necessário calcular o déficit hídrico mensal (DH_i) para cada ano, tendo como valor de referência a evapotranspiração (E) e a precipitação mensal (P_i), como recomendado por Aragão *et al.* (2007). Assim, quando a chuva mensal é menor que a evapotranspiração, a floresta entra em déficit hídrico. Na sequência, foram identificados os valores de déficit hídrico máximo acumulado (DHMA) (valor negativo) para cada mês ao longo de toda a série de dados. De acordo com Aragão *et al.*, (2007) o DHMA é um bom indicador do estresse hídrico para florestas tropicais e a partir disso foi feita a diferença entre o DH_i para cada mês e o DHMA para a serie temporal utilizada.

5.2.3 Amostragem e coleta de dados

Este estudo foi conduzido em parcelas permanentes com dimensão de 50 m x 50 m replicada três vezes em cada floresta (FRP, FPP e FSP), totalizando

0,75 ha em cada floresta. Atualmente essas parcelas estão inseridas dentro do gride de parcelas monitoradas pelo Programa de Proteção a Biodiversidade (PPBio). Em outubro de 1991, todos os indivíduos arbóreos, incluindo palmeira e lianas com DAP (diâmetro a altura do peito) ≥ 10 cm foram amostrados, marcados com plaquetas enumeradas, tiveram mensurado o DAP e foram identificados em campo quando possível ou por meio da análise do material botânico por especialistas. Inventários posteriores foram realizados em outubro de 2003 e março de 2011, seguindo a mesma metodologia e critérios utilizados no primeiro inventário realizado em 1991 (Nascimento *et al.*, 1997) e remedindo os indivíduos sobreviventes, contabilizando os mortos e adicionando novos recrutas que ingressaram na amostragem, os quais também foram medidos, marcados e identificados.

A identificação botânica dos indivíduos foi atualizada para o sistema do APG III (2009). As exsicatas estão depositadas no herbário da Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF, Campos dos Goytacazes, Brasil), Museu de Ciências de Roraima (MIRR, Boa Vista, RR, Brasil) e no Royal Botanic Garden Edinburgh (Edinburgh, Scotland).

5.2.4 Análises dos dados da dinâmica da comunidade e das populações nas FRP, FPP e FSP

As mudanças na estrutura e composição florística das três florestas analisadas foram avaliadas por meio da comparação dos parâmetros fitossociológicos calculados para os dados obtidos em 1991 e 2011. Os parâmetros fitossociológicos analisados foram: número de indivíduos (N), área basal total (AB), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) (Kent e Coker 1992). O índice de diversidade de espécie de Shannon foi calculado de acordo com Magurran (2004). Os parâmetros fitossociológicos e o índice de diversidade foram calculados por meio do programa FITOPAC versão 2.0. A comparação da densidade de indivíduos, área basal total e da diversidade de espécies entre as florestas foi realizada utilizando a análise de variância (ANOVA) com um fator e medidas repetidas, e aplicando o

pos-test de Tukey quando necessário (Zar, 1996). A curva de rarefação de riqueza de espécies baseada no valor médio de 1000 permutações foi preparada para cada floresta para a comparação da riqueza de espécies entre os inventários realizados em 1991, 2003 e 2011, utilizando o programa Ecosim v.7 (Gotelli e Entsminger, 2001).

Seis classes de diâmetro foram utilizadas para verificar a mudança de classes entre os inventários de 1991 e 2011: 10 - 20 cm, 20.1 - 30 cm, 30.1- 40 cm, 40.1-50 cm, 50.1-60 cm e >60.0 cm. Com base na frequência de indivíduos do primeiro inventário foram calculadas as frequências esperadas para as classes diamétricas, conforme a fórmula descrita abaixo:

$$N_{\text{espclasse}} = (N_{0\text{classe}} / N_{0\text{total}}) \times N_{\text{ttotal}}$$

Onde: $N_{\text{espclasse}}$ é o número de indivíduos esperado por classe diamétrica; $N_{0\text{classe}}$ e $N_{0\text{total}}$ são, respectivamente, as contagens iniciais e totais de árvores por classe diamétrica e N_{ttotal} , a contagem final total de árvores para cada classe diamétrica. As análises foram conduzidas para cada tipo de floresta e a comparação do número de indivíduos em cada classe entre os inventários foi feita por meio do teste χ^2 utilizando a significância de $P \leq 0.05$ (Zar, 1996).

Para detectar variação na ordenação das parcelas em função da área basal total de cada espécie presente nos três tipos florestais, entre os anos 1991, 2003 e 2011, foi conduzida a análise de correspondência segmentada (DCA) (Hill e Gauch, 1980). Esta técnica de análise indireta de gradientes é utilizada em estudos ecológicos de comunidades para ordenar de forma integrada os dados de espécies em relação às suas unidades amostrais, e seu resultado expressa o produto da variabilidade na distribuição das espécies pelas unidades amostrais ao longo da comunidade (Lepš e Šmilauer, 2005). Esta análise foi executada no programa PCORD 5.0 (McCune e Mefford, 1999).

Foram calculadas as taxas anuais médias de mortalidade (M), recrutamento (R), perda (P) e ganho (G) em área basal, com base em *Sheil et al.* (1995, 2000) calculadas por meio das expressões exponenciais:

$$M = \{1 - [(N_0 - m)/N_0]^{1/t}\} \times 100$$

$$R = [1 - (1 - r/N_t)^{1/t}] \times 100$$

$$P = \{1 - [(AB_t - AB_m - AB_d)/AB_0]^{1/t}\} \times 100$$

$$G = \{1 - [1 - (AB_r + AB_g)/AB_t]^{1/t}\} \times 100$$

Sendo t o tempo decorrido entre os inventários (12 anos para o intervalo 1991-2003, 7,7 anos para o intervalo 2003-2011, e 19,7 anos para o intervalo 1991-2011). N_0 e N_t , são as contagens inicial e final de árvores individuais; m e r o número de árvores mortas e recrutadas; AB_0 e AB_t as áreas basais inicial e final das árvores; AB_m a área basal das árvores mortas, AB_r é a área basal dos recrutadas; e AB_d AB_g o decremento (por meio de quebra ou perda parcial do tronco) e o incremento em área basal das árvores sobreviventes.

De acordo com Korning e Balslev (1994), também foram ainda obtidas as taxas de mudança líquida no período, tanto para número de árvores (Ch_N) como área basal (Ch_{AB}), sendo utilizadas as equações:

$$Ch_N = [(N_t/N_0)^{1/t} - 1] \times 100$$

$$Ch_{AB} = [(AB_t/AB_0)^{1/t} - 1] \times 100$$

Para analisar se a mortalidade em cada floresta variou entre as classes diamétricas, foi calculado o percentual de árvores mortas relativizado pelo número de vivos em cada classe diamétrica. O mesmo foi repetido para as 10 espécies com maiores IVC de cada floresta.

5.2.5 Taxa de crescimento das árvores

Foi calculado o crescimento médio anual em DAP de cada indivíduo nos intervalos 1991-2003 e 2003-2011 pela diferença da medida de DAP entre cada inventários. Também foi calculado o crescimento anual médio em DAP por classe diamétrica, utilizando as classes 10-20.0 cm, 20.1-30.0 cm, 30.1-40.0 cm, 40.1-50 cm, 50.1-60 cm e >60.0 cm. Para verificar se as médias do crescimento anual variaram entre as florestas, intervalos e classes diamétricas, foi utilizada a análise

de variância anova-manova (fatorial com 3 fatores). Quando necessário foi aplicado o pós-teste de Tukey ao nível de significância de 5% (Zar, 1996).

5.2.6 Variação na biomassa

A biomassa viva estocada acima do solo (BVS) foi estimada com base no DAP de cada indivíduo em cada inventário e na densidade da madeira de cada espécie, utilizando uma equação de regressão alométrica desenvolvida por Chave *et al.* (2005) para estimar a biomassa de árvores em florestas úmidas da Amazônia Central. A densidade da madeira de cada espécie foi obtida no banco de dados dryad (<http://datadryad.org/>) e no levantamento Radam Brasil, quando a informação foi inexistente para uma espécie, adotou-se a densidade da madeira média para o gênero.

$$BVS = \rho \times \exp (-1.499 + 2.141 \ln (DAP) + 0.207 (\ln(DAP))^2 - 0.0281 (\ln(DAP))^3)$$

Onde BVS é a biomassa viva acima do solo (kg), ρ é a densidade da madeira e o DAP diâmetro a altura do peito (cm).

A mudança no estoque de biomassa e o incremento entre 1991-2011 foi calculada como sugerido por Clark *et al.* (2001).

$$\Delta M_{\text{stand}} = BVS_{t2} - BVS_{t1}$$

$$\Delta M_1 = BVS_G + BVS_R$$

Onde BVS_{t1} é a biomassa viva acima do solo de cada indivíduo no tempo 1 (1991) e BVS_{t2} é a biomassa viva acima do solo no tempo 2 (2011). BVS_G o incremento em biomassa de todos os sobreviventes entre 1991 e 2011 e BVS_R o incremento na biomassa pelo recrutamento de novos indivíduos.

5.2.7 Dinâmica das populações

Para espécies com populações com mais de 5 indivíduos em cada floresta em todos os inventários foram calculadas as taxas de dinâmica (mortalidade, recrutamento, ganho e perda em área basal) e o crescimento médio anual do DAP, utilizando os mesmos métodos aplicados à análise da dinâmica das florestas.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Identificação dos períodos secos por meio do déficit hídrico na região da Ilha de Maracá

Os resultados da análise do regime de precipitação mostrou que a partir da década de 80 os eventos de seca se tornaram mais longos e intensos. Considerando o período de interesse neste estudo (1991-2011), foram observados 5 eventos de seca que resultaram em valores negativos na diferença no déficit hídrico mensal máximo acumulado (DHMA), o que indica que as florestas passaram por estresse hídrico nesses períodos (Figura 5.1). A seca mais longa e intensa ocorreu entre os anos 1992 e 1994 quando o DHMA atingiu aproximadamente -500 mm.mês^{-1} . Em 1998 houve mais uma seca intensa, porém de curta duração. Outros três eventos de seca com menor intensidade e duração também foram identificados em 2003, 2007 e 2010. A média do DHMA para o intervalo que compreende o primeiro e o segundo inventários (1991-2003) foi negativa ($-38.01 \text{ mm.mês}^{-1}$), ou seja, houve déficit hídrico enquanto que para o segundo intervalo (2003-2011) esse valor foi positivo ($47.26 \text{ mm.mês}^{-1}$).

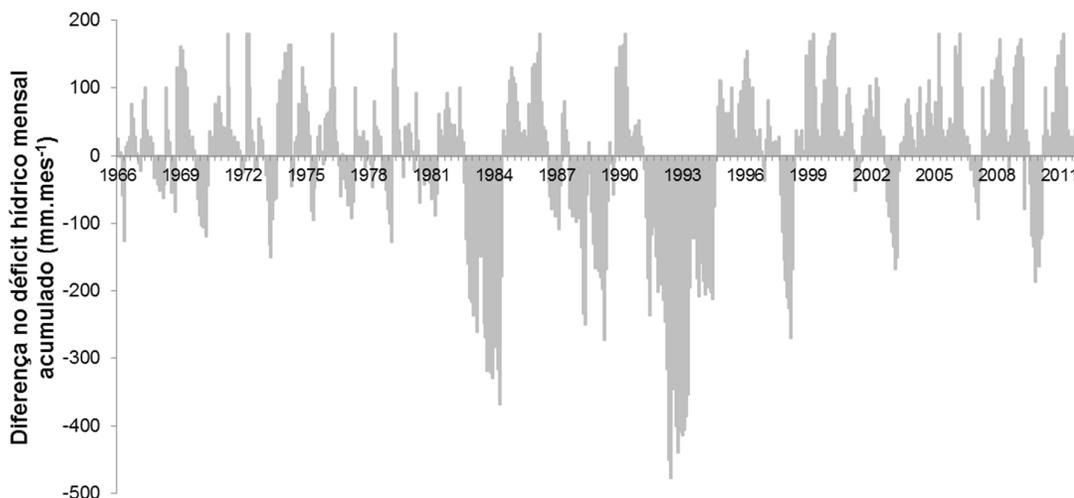


Figura 5.1 Diferença do déficit hídrico mensal acumulado (DHMA = mês do ano – média de cada mês ao longo do período em mm), para o município de Boa Vista (RR), entre os anos 1966 a 2011.

5.3.2 Variação na estrutura e composição florística

Não houve alteração significativa na densidade de indivíduos/ha e na área basal/ha das florestas entre os inventários (Tabela 5.1). Em 1991 a densidade de indivíduos (ha) era de 511 na FRP, 455 na FPP e 411 na FSP. Em 2003 houve uma redução na densidade de indivíduos em todas as florestas estudadas (4.9% na FRP, 6.4% na FPP e 0.96% na FSP). A área basal ($\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$) que em 1991 era de 31.7 na FRP, 30.7 na FPP e 26.8 na FSP também teve redução em 2003 (5.0% FRP, 5.5% FPP e 4.2% na FSP). Entre 2003 e 2011 houve recuperação de parte da densidade e da área basal perdida entre 1991-2003 em todas as florestas. Assim, após 20 anos (2011) os valores de número de árvores (ha) e de área basal foram respectivamente de 512 $\text{ind}.\text{ha}^{-1}$ e 30.8 $\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$ na FRP, 440 $\text{ind}.\text{ha}^{-1}$ e 31.2 $\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$ na FPP e 428 $\text{ind}.\text{ha}^{-1}$ e 27.5 $\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$ na FSP.

A riqueza de espécies arbóreas também foi reduzida entre 1991 e 2003, na FRP a redução foi de 46 para 42 (-8.7%) e na FSP de 51 para 46 espécies (-9.8%). Na FPP foi quantificado um discreto aumento na riqueza entre 1991-2003 de 54 para 56 espécies (+3.7%). Em 2011, somente a FRP teve ganho em relação a 2003 e este foi de apenas uma espécie. Na FPP houve redução, mas

também pequena apenas uma espécie, e por isso o balanço de riqueza de espécie entre 1991-2011 nessa floresta permaneceu inalterado. Já na FSP houve perda de riqueza mais pronunciada com redução de 46 para 43 espécies (-6.52%) entre 2003-2011. No balanço final entre 1991 e 2011, a FSP perdeu 8 espécies e 5 famílias. Essa redução foi significativa como pode ser observado nas curvas de rarefação (Figura 5.2) onde os intervalos de confiança de 95% para a curva de rarefação de riqueza de espécies da FSP para 2011 não se sobrepôs aos da curva plotada para a riqueza de espécies em 1991.

Apesar da riqueza não ter variado muito entre 1991-2011, houve algumas mudanças na composição de espécies, sobretudo substituições das espécies raras ou que ocorrem em baixa densidade. Na FRP foram exclusas *Faramea Longifolia*, *Aspidosperma nitidum*, *Crepidospermum goudotianum*, *Astrocaryum aculeatum*, *Ficus sp.* entre 1991 – 2003 e uma liana não identificada entre 2003 - 2011. Nessa mesma floresta foram recrutadas *Ampelocera edentula* e *Rinorea brevipes* em 2003 e uma espécie de *Bauhinia* em 2011. Na FPP houve a exclusão de *Chomelia barbellata* e *Eschweilera pedicellata* no primeiro intervalo e de *Acosmium tomentellum* e *Inga sp.* no segundo intervalo e houve o recrutamento de *Genipa americana* e *Cecropia sp.* em 2003 e *Lonchocarpus sp.* em 2011. Na FSP as espécies excluídas foram *Enterolobium schomburgkii*, *Faramea crassiloba*, *Hymenaea courbaril*, *Inga sp.*, *Lueheopsis duckeana*, *Machaerium sp.*, *Ormosia smithii*, *Quiina rhytidopus*, *Ryania speciosa* entre 1991-2003, e *Sloanea guianensis* e *Aniba hostmanniana* entre 2003-2011. Nesta floresta foram recrutadas *Maprounea guianensis* e *Mezilaurus itauba* em 2003 e *Eschweilera pedicellata* em 2011. A abundância de grandes lianas foi baixa em todas as florestas, sendo amostrado em 1991 três indivíduos na FSP e dois na FPP e na FRP. Em 2011, esse número foi reduzido para dois na FSP e zero na FRP, tendo permanecido inalterado na FPP.

Tabela 5.1 Valores médios (\pm D.P.) dos parâmetros fitossociológicos avaliados nas Floresta Rica em Peltogyne (FRP), Floresta Pobre em Peltogyne (FPP), Floresta sem Peltogyne (FSP), na Estação Ecológica de Maracá, Roraima. Dados foram obtidos de inventários realizados nessas florestas em 1991, 2003, 2011. Os valores médios de cada inventário foram comparados entre as florestas para cada inventário e entre inventários para cada floresta, por meio de análise de variância de um fator com medida repetida (ANOVA) ($P > 0.05$).

	N° árvores/ha			Área basal m ² ha ⁻¹			Shannon's H'			Pielou J'		
	1991	2003	2011	1991	2003	2011	1991	2003	2011	1991	2003	2011
FRP	511 (± 28) _{a1}	485 (± 20) _{a1}	512 (± 5) _{a1}	31.7 (± 4.9) _{a1}	30.2 (± 4.2) _{a1}	30.8 (± 5.1) _{a1}	2.57 (± 0.13) _{b1}	2.46 (± 0.09) _{b1}	2.45 (± 0.04) _{b1}	0.79 (± 0.03) _{a1}	0.77 (± 0.01) _{a1}	0.78 (± 0.03) _{a1}
FPP	455 (± 49) _{a1}	425 (± 52) _{a1}	440 (± 58) _{a1}	32.5 (± 1.6) _{a1}	30.7 (± 2.3) _{a1}	31.2 (± 3.9) _{a1}	2.87 (± 0.20) _{b1}	2.86 (± 0.24) _{b1}	2.84 (± 0.17) _{a1}	0.84 (± 0.01) _{a1}	0.84 (± 0.02) _{a1}	0.83 (± 0.02) _{a1}
FSP	411 (± 6) _{a1}	408 (± 35) _{a1}	428 (± 37) _{a1}	26.8 (± 0.8) _{a1}	26.0 (± 0.4) _{a1}	27.5 (± 0.2) _{a1}	3.03 (± 0.05) _{a1}	3.03 (± 0.07) _{a1}	2.97 (± 0.03) _{a1}	0.88 (± 0.01) _{a1}	0.89 (± 0.01) _{a1}	0.89 (± 0.01) _{a1}

Letras diferentes representam diferenças na comparação entre as florestas dentro do mesmo inventário e números diferentes a diferenças na comparação entre os inventários para cada parcela.

Os índices de diversidade de Shannon (H') de cada floresta se mantiveram com valores semelhantes entre os inventários ($F= 0.792$ e $P = 0.60$) (Tabela 5.1). No entanto, na FRP houve redução no H' entre 1991 e 2011. A floresta FRP apresentou menor diversidade em todos os inventários, os quais diferiram da FSP em 2003 ($F = 3.65$, $P = 0.04$) e em 2011 ($P = 0.01$), enquanto que entre a FRP e FPP foram diferentes apenas em 2011 ($P = 0.035$) (Tabela 5.1). A equabilidade não foi diferenciada entre as florestas e nem entre os inventários.

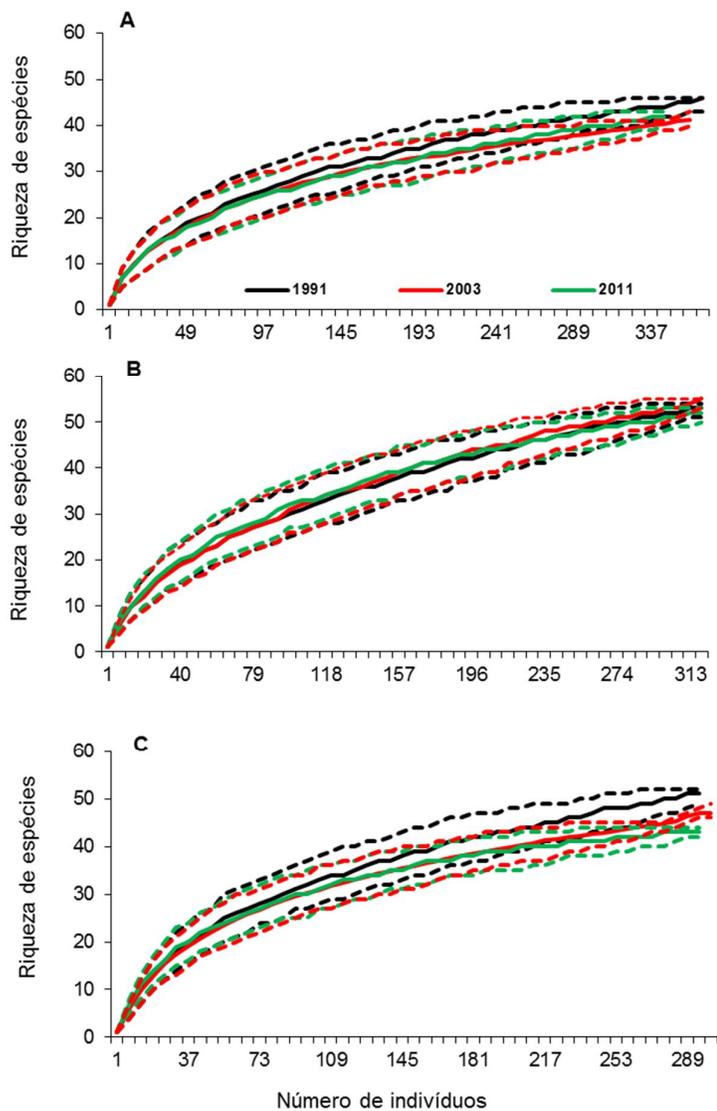


Figura 5.2 Curva de rarefação com valores médios de riqueza de espécies arbóreas ($\pm 95\%$ envelope de confiança - linhas pontilhadas) para três tipos de floresta da Ilha de Maracá, Roraima. A) Floresta rica em *Peltogyne*, B) Floresta pobre em *Peltogyne* e C) Floresta sem *Peltogyne*.

A alta dominância em área basal e em número de indivíduos de *Peltogyne gracilipes* na FRP se manteve ao longo dos 20 anos de análise. Durante esse intervalo houve o aumento de 9 indivíduos entre 1991-2003 e 8 entre 2003-2011 na FRP. No entanto, houve redução na área basal nos dois intervalos, -6.1% entre 1991-2003 e -1.9% entre 2003-2011. O balanço entre o aumento na densidade de indivíduos e a redução na área basal ocasionou um discreto aumento no índice de valor de cobertura (IVC) de 71.7 para 73.6 entre 1991 e 2011 nessa floresta (Tabela 5.2).

Considerando as 10 espécies mais abundantes e com os maiores valores de IVC na FRP, houve apenas pequenas mudanças no ranqueamento das espécies entre os inventários. *Peltogyne gracilipes*, *Ecclinusa guianensis*, *Pradosia surinamensis* se mantiveram inalteradas nas primeiras colocações. *Attalea maripa*, *Handroanthus uleanus*, *Lecythis corrugata*, *Alseis longifolia* e *Simarouba amara* se mantiveram entre as principais espécies em termos de IVC, porém com mudanças na ordem do ranqueamento. Já as colocações no ranqueamento de *Picramnia spruceana* e *Chomelia barbellata* foram substituídas por *Pouteria reticulata* e *Chaunochiton kappleri* em 2003 (Tabela 5.2).

Na FPP a densidade de *Peltogyne gracilipes* se manteve estável em todos os inventários. Entre 1991-2003 a área basal dessa espécie foi reduzida e entre 2003-2011 houve um discreto aumento, porém insuficiente para repor a perda ocorrida no primeiro intervalo. Apesar da redução na área basal, *Peltogyne gracilipes* e *Ecclinusa guianensis* se mantiveram como as espécies com maiores IVC em todos os inventários (Tabela 5.2). Para as outras 8 espécies com os maiores valores de IVC, *Pradosia surinamensis*, *Attalea maripa*, *Lecythis corrugata*, *Handroanthus uleanus*, *Simarouba amara*, *Alseis longifolia*, *Chomelia barbellata* e *Picramnia spruceana*, houve apenas pequenas mudança na ordem do ranqueamento das espécies, tanto em 2003 quanto em 2011 (Tabela 5.2).

Na FSP, as duas principais espécies em relação ao IVC *Licania kunthiana* e *Ecclinusa guianensis*, mantiveram suas posições no ranque em todos os inventários. Para as demais espécies, *Pradosia surinamensis*, *Attalea maripa*, *Lecythis corrugata*, *Tetragastris panamensis*, *Himatanthus articulatus*, *Pouteria*

*hispid*a, *Simarouba amara* e *Brosimum lactescens*, houve apenas pequenas mudanças nas posições (Tabela 5.2).

O grupo das dez principais espécies em relação ao IVC tem grande importância para a composição das florestas em termos de número de indivíduos e área basal. Na FRP, esse grupo de espécies correspondeu a 77.5% do total dos indivíduos e 87.9% do total da área basal. Na FPP essa proporção foi de 69.5% para o total de árvores e 81.2% para área basal e na FSP a proporção foi um pouco menor para o total de árvores (61%), mas para área basal a proporção se manteve elevada (82%). Esse padrão se manteve para os inventários em 2003 e 2011, com valores muito semelhantes (Tabela 5.2).

Tabela 5.2 Valores de número de indivíduos (N), área basal (AB) em m² e índice de valor de cobertura (IVC) para as 10 espécies mais importante amostradas em três tipos florestais da Ilha de Maracá, Roraima. As espécies estão ranqueadas pelo IVC.

Espécies	1991				2003				2011			
	N	AB (m ²)	IVC	Ranque	N	AB (m ²)	IVC	Ranque	N	AB (m ²)	IVC	Ranque
<i>Peltogyne gracilipes</i> Ducke	77	12.28	71.66	1	86	11.53	74.65	1	94	11.31	73.57	1
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	46	1.76	19.39	2	44	1.66	19.4	2	44	1.78	19.18	2
<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) T.D. Penn.	36	1.77	16.8	3	37	1.93	18.68	3	37	2.17	19.04	3
<i>Attalea maripa</i> (Aubl) Mart.	28	1.6	14.01	4	23	1.35	12.28	6	21	1.24	10.84	5
<i>Lecythis corrugata</i> Poit	31	1.06	12.52	5	27	1.1	12.28	5	23	0.87	9.76	6
<i>Handroanthus uleanus</i> (Kraenzl) S. O. Grose	28	0.92	11.14	6	31	0.94	12.66	4	30	0.97	11.99	4
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	13	0.99	7.53	7	10	1.01	7.23	7	10	1.12	7.49	7
<i>Alseis longifolia</i> Ducke	18	0.22	5.6	8	12	0.15	3.95	8	10	0.14	3.2	9
<i>Picramnia spruceana</i> Engl.	11	0.14	3.44	9	7	0.08	2.29	13	7	0.09	2.23	14
<i>Chomelia barbellata</i> Standl.	9	0.19	3.15	10	7	0.07	2.21	14	8	0.09	2.48	13
Outras espécies	86	2.87	34.77	-	80	2.81	34.37	-	100	3.3	40.22	-
Total de espécies	383	23.82	200	-	364	22.63	200	-	384	23.09	200	-

FLORESTA RICA EM PELTOGYNE

FLORESTA POBRE EM PELTOGYNE	Espécies	1991				2003				2011			
		N	AB (m²)	IVC	Ranque	N	AB (m²)	IVC	Ranque	N	AB (m²)	IVC	Ranque
		<i>Peltogyne gracilipes</i> Ducke	17	4.8	24.64	1	16	4.03	22.54	1	17	4.17	22.99
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	34	2.48	20.13	2	34	2.2	20.2	2	35	2.08	19.52	2	
<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) T.D. Penn.	24	3.12	19.81	3	20	2.78	18.37	3	20	2.47	16.62	4	
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl) Kuntze	37	1.5	16.99	4	35	1.58	17.84	4	33	1.65	17.08	3	
<i>Lecythis corrugata</i> Poit	37	1.37	16.42	5	33	1.12	15.23	6	32	1.22	14.91	5	
<i>Licania kunthiana</i> Hook. f.	23	2.27	16.04	6	21	2.25	16.39	5	19	2.1	14.77	6	
<i>Attalea maripa</i> (Aubl) Mart.	24	1.45	12.98	7	23	1.44	13.47	7	21	1.29	11.89	8	
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	14	1.61	10.69	8	13	1.86	12.17	8	12	1.94	11.95	7	
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl) Eyma	16	0.62	7.23	9	16	0.6	7.62	9	16	0.72	7.95	9	
<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	11	0.74	6.25	10	11	0.81	6.98	10	12	0.89	7.47	10	
Outras espécies	104	4.41	48.82	-	97	4.36	49.19	-	113	4.86	54.85	-	
Total de espécies	341	24.38	200	-	319	23.04	200	-	330	23.4	200	-	

Continuação tabela 5.2

FLORESTA SEM PELTOGYNE	Espécies	1991				2003				2011			
		N	AB (m ²)	IVC	Ranque	N	AB (m ²)	IVC	Ranque	N	AB (m ²)	IVC	Ranque
		<i>Licania kunthiana</i> Hook. f.	35	4.13	31.82	1	31	3.75	29.33	1	29	3.6418	26.75
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	34	2.91	25.43	2	34	2.81	25.45	2	32	2.871	23.93	2	
<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) T.D. Penn.	25	3.02	23.06	3	24	2.7	21.65	3	26	2.9614	22.5	3	
<i>Attalea maripa</i> (Aubl) Mart.	18	1.19	11.73	4	17	1.13	11.35	4	18	1.2353	11.62	4	
<i>Lecythis corrugata</i> Poit	21	0.86	11.05	5	19	0.91	10.83	6	22	0.925	11.35	6	
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl) Kuntze	12	1.22	9.93	6	12	1.2	10.08	7	20	0.9907	11.05	7	
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson	19	0.68	9.53	7	21	0.81	11	5	23	1.3004	10.37	5	
<i>Pouteria hispida</i> Eyma	12	1.1	9.33	8	12	1.2	10.06	8	12	1.2202	9.67	8	
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	5	0.95	6.32	9	5	1.02	6.87	9	5	1.0662	6.74	9	
<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	7	0.55	5	10	8	0.63	5.81	11	8	0.7407	6.09	11	
Outras espécies	120	3.54	56.81	-	123	3.32	56.81	-	136	3.66	59.89	-	
Total de espécies	308	20.13	200	-	306	19.49	200	-	321	20.61	200	-	

Continuação tabela 5.2

A distribuição dos indivíduos em classes diamétricas também não variou entre os inventários e também não diferiu entre as florestas ($P > 0.05$), todas seguiram o formato de *j-reverso* (Figura 5.3). Considerando a dinâmica de entradas e saídas de indivíduos em cada classe diamétrica, observou-se que a entrada de recrutas nas menores classes e o crescimento que leva ao aumento do diâmetro e, conseqüentemente, a emigração do indivíduo de uma classe inferior para uma superior está em equilíbrio com a mortalidade, resultando numa frequência de indivíduos observada igual à esperada (FRP: $\chi^2 = 1.2578$ e $P = 0.9392$; FPP: $\chi^2 = 3.2465$ e $P = 0.662$; FSP: $\chi^2 = 5.24$ e $P = 0.3873$).

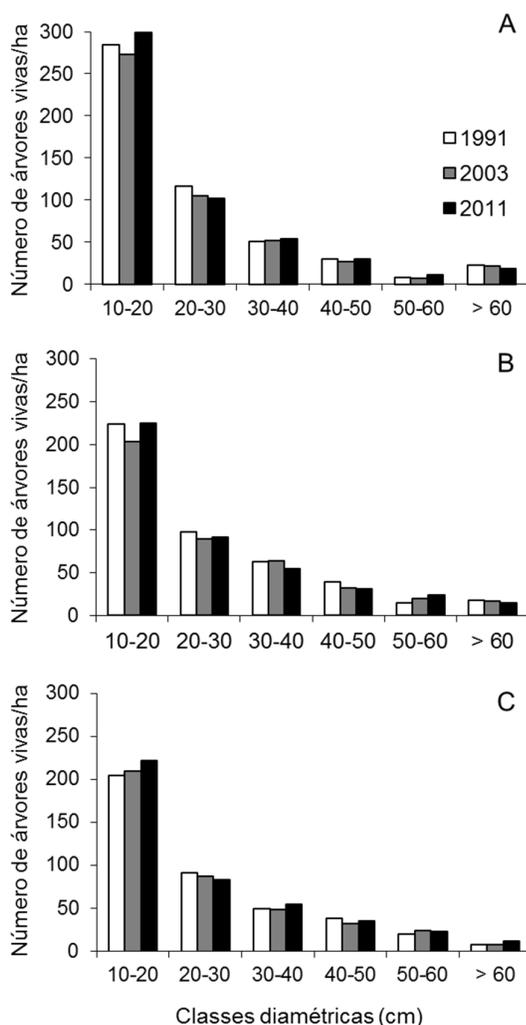


Figura 5.3 Distribuição diamétrica das árvores vivas/ha com DAP ≥ 10 cm dos inventários realizados em 1991, 2003 e 2011, em três tipos florestas na Ilha de Maracá, Roraima. A) Floresta Rica em Peltogyne, B) Floresta Pobre em Peltogyne e C) Floresta Sem Peltogyne.

5.3.3 Ordenação das parcelas (DCA)

Análise de ordenação (DCA) das 9 parcelas em 1991 (Figura 5.4), mostrou que o eixo 1 contém 52% das variações, seguidas pelo eixo 2 com 13,7% e o eixo 3 com 7,3%, as ordenações realizadas para os dados de 2003. Em 2011 também foi encontrado o mesmo padrão (eixo 1 = 0.508, eixo 2 = 0.098 para 2003; e eixo 1 = 0.503, eixo 2 = 0.111 para 2011). Os autovalores da DCA indicam que houve um pequeno gradiente na distribuição das espécies ao longo do eixo 1.

As parcelas das FRP e FSP tiveram uma clara separação em todos os anos (Figura 5.4), já as parcelas da FPP se misturaram tanto com a FRP quanto com a FSP. As espécies com maior dominância, *Peltogyne gracilipes* e *Licania kunthiana*, permaneceram nos opostos extremos do eixo 1 em todas as análises, enquanto espécies abundantes tanto na FRP quanto na FSP, tais como *Ecclinusa guianensis*, *Pradosia surinamensis* e *Simarouba amara*, permaneceram distribuídas no centro do diagrama de ordenação.

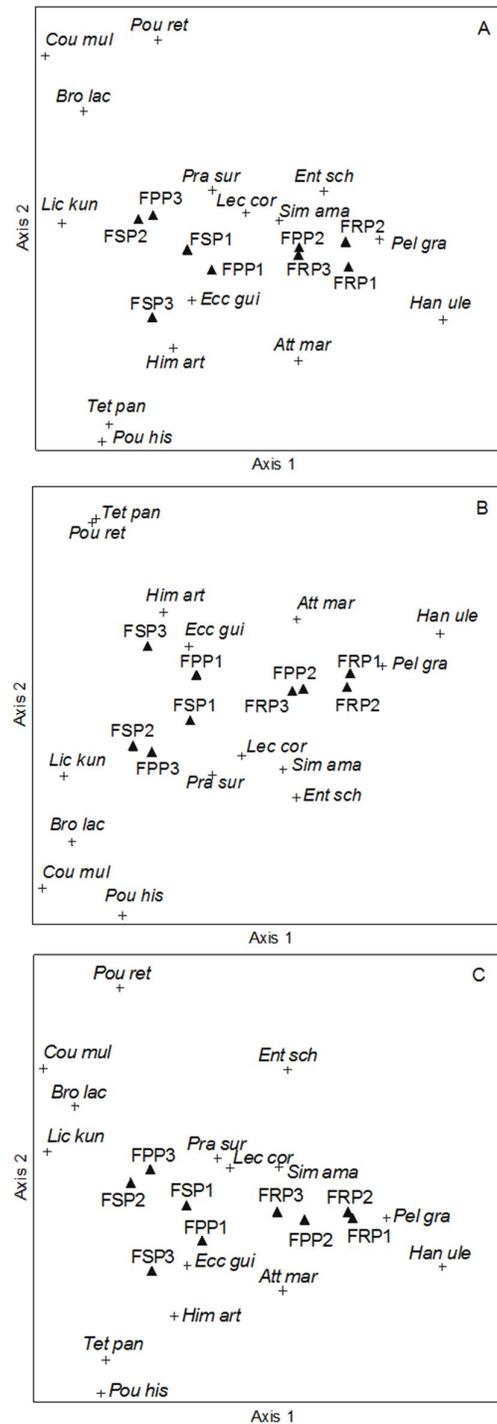


Figura 5.4 Análise de correspondência retificada (DCA) da área basal das 15 espécies arbóreas mais abundantes nas parcelas das Floresta Rica em Peltogyne (FRP1, FRP2 e FRP3), Floresta Pobre em Peltogyne (FPP1, FPP2 e FPP3) e Floresta sem Peltogyne (FSP1, FSP2, FSP3). A) inventário de 1991, B) inventário 2003 e C) inventário de 2011. O símbolo + representa as espécies e ▲ as parcelas.

5.3.4 Dinâmica das comunidades arbóreas

Embora o número de anos em cada intervalo seja diferente, no primeiro intervalo foi contabilizado praticamente o dobro de indivíduos mortos em relação ao segundo intervalo. Entre 1991-2003 morreram respectivamente 63, 54 e 49 árvores nas FRP, FPP e FSP, esses números reduziram para 34, 29 e 25 no segundo intervalo. Em relação ao recrutamento, essa diferença não foi tão expressiva, em 2003 foram recrutados 44, 31 e 47 indivíduos nas FRP, FPP e FSP respectivamente. Após quase 8 anos, esses números aumentaram para 54 e 39 na FRP e FPP, e foi reduzido para 38 na FSP. As taxas de mortalidade calculadas para o primeiro intervalo foram superiores ao recrutamento em todas as florestas. Nesse intervalo, a taxa de mortalidade foi de $1.49\%ano^{-1}$ na FRP e $1.43\%ano^{-1}$ na FPP e FSP e o recrutamento $1.07\%ano^{-1}$ na FRP, $0.85\%ano^{-1}$ na FPP e $1.38\%ano^{-1}$ na FSP. No segundo intervalo (2003-2011) a mortalidade foi inferior ao recrutamento em todas as florestas. As taxas de mortalidade diminuíram para $1.28\%ano^{-1}$ na FRP, $1.25\%ano^{-1}$ na FPP e $1.12\%ano^{-1}$ na FSP, redução de 15 % (FRP) a 25 % (FSP) entre o primeiro e o segundo intervalo. A taxa de recrutamento aumentou $1.97\%ano^{-1}$ na FRP e $1.64\%ano^{-1}$ nas FPP e FSP (Figura 5.5).

A taxa de perda em área basal foi superior ao ganho em todas as florestas no período de 1991-2003. Nas FRP e FPP a taxa de perda em área basal ($2.01\%ano^{-1}$ e $1.94\%ano^{-1}$), foi aproximadamente o dobro da taxa de ganho em área basal no mesmo período ($1.09\%ano^{-1}$ e $0.92\%ano^{-1}$ respectivamente). Na FSP essa variação foi um pouco menor, $1.52\%ano^{-1}$ para perda e $0.95\%ano^{-1}$ para o ganho em área basal. No intervalo entre 2003-2011, esse resultado se inverteu e as taxas de ganho em área basal foram superiores as taxas de perda nas três florestas, principalmente na FSP em que a taxa de perda em área basal e ganho foram respectivamente $0.16\%ano^{-1}$ e $1.45\%ano^{-1}$ (Figura 5.5).

Maiores taxas de rotatividade para número de indivíduos no intervalo 2003-2011 foram observadas em todas as florestas, quando em comparação com o período 1991-2003. Na FRP a rotatividade no primeiro e segundo

intervalo foi de $1.28\%ano^{-1}$ e $1.63\%ano^{-1}$, respectivamente. Na FPP esses valores foram $1.14\%ano^{-1}$ e $1.44\%ano^{-1}$. Na FSP, a taxa de rotatividade em número de indivíduos permaneceu praticamente inalterada entre os intervalos, $1.41\%ano^{-1}$ entre 1991-2003 e $1.38\%ano^{-1}$ entre 2003-2011. Já a rotatividade em área basal obteve maiores taxas no período 1991-2003, a qual foi de $1.55\%ano^{-1}$, $1.43\%ano^{-1}$ na FPP e $1.24\%ano^{-1}$ na FSP. No segundo intervalo esses valores foram reduzidos para $1.35\%ano^{-1}$ (FRP), $1.11\%ano^{-1}$ (FPP) e $0.95\%ano^{-1}$ (FRP). As taxas de mortalidade e perda em área basal, superiores a taxa de recrutamento e ganho em AB, no intervalo 1991-2003, geraram taxas de mudanças negativas, tanto para número de indivíduos quanto da área basal. A inversão da relação entre essas taxas entre 2003-2011 resultaram em taxas positivas para a mudança tanto em número de indivíduos quanto em área basal.

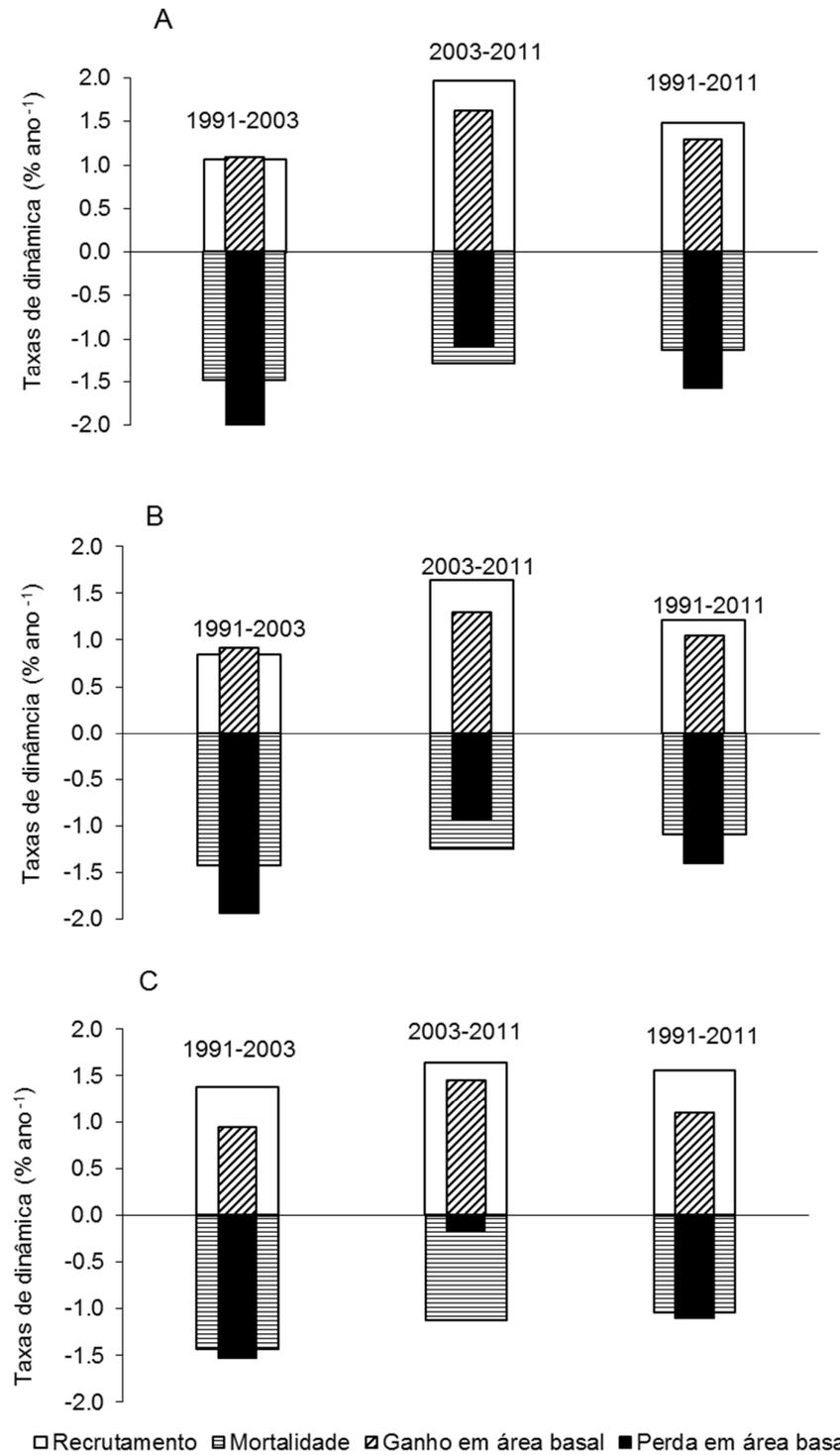


Figura 5.5 Taxas de dinâmica (mortalidade, recrutamento, ganho e perda em área basal em %ano⁻¹) das florestas na Ilha de Maracá, Roraima. A) Floresta Rica em Peltogyne, B) Floresta Pobre em Peltogyne e C) Floresta Sem Peltogyne, para os intervalos 1991-2003, 2003-2003-2011 e 1991-2011.

A distribuição da porcentagem de árvores mortas em relação ao número de árvores vivas por classe diamétrica também variou entre os intervalos, sendo maior entre 1991-2003 na FPP ($\chi^2= 11.817$, $P = 0.03$) e na FSP ($\chi^2= 15.94$, $P = 0.007$), na FRP não houve diferença (Figura 5.6). Na FRP a mortalidade foi um pouco maior para as árvores ≥ 40 cm DAP nos dois intervalos, nas outras florestas a mortalidade também foi alta para as árvores ≥ 40 cm DAP, porém inferior à mortalidade de árvores ≤ 20 cm de DAP.

Quanto às 10 espécies com maiores IVC de cada floresta, foi verificado que grande parte delas teve maior mortalidade no intervalo entre 1991-2003. Dentre as 10 espécies com maiores IVC da FSP, 4 (*Himathantus articulatus*, *Pouteria hispida*, *Simarouba amara* e *Brosimum lactescens*) não tiveram indivíduos mortos entre 1991-2011. As espécies emergentes de grande porte como *Peltogyne gracilipes* (FRP e FPP) (figura 5.7 e 5.8), *Pradosia surinamensis* (FPP e FSP) (Figura 5.8 e 5.9) e *Licania kunthiana* (Figura 5.9) tiveram maior perda nas classes de diâmetro ≥ 40 cm de DAP. Espécies de sub-dossel como *Alseis longifolia*, *Picramnia spruceana*, *Chomelia barbelatta* na FRP e *Attalea maripa*, tiveram a mortalidade concentrada nas classes com diâmetro ≤ 40 cm.

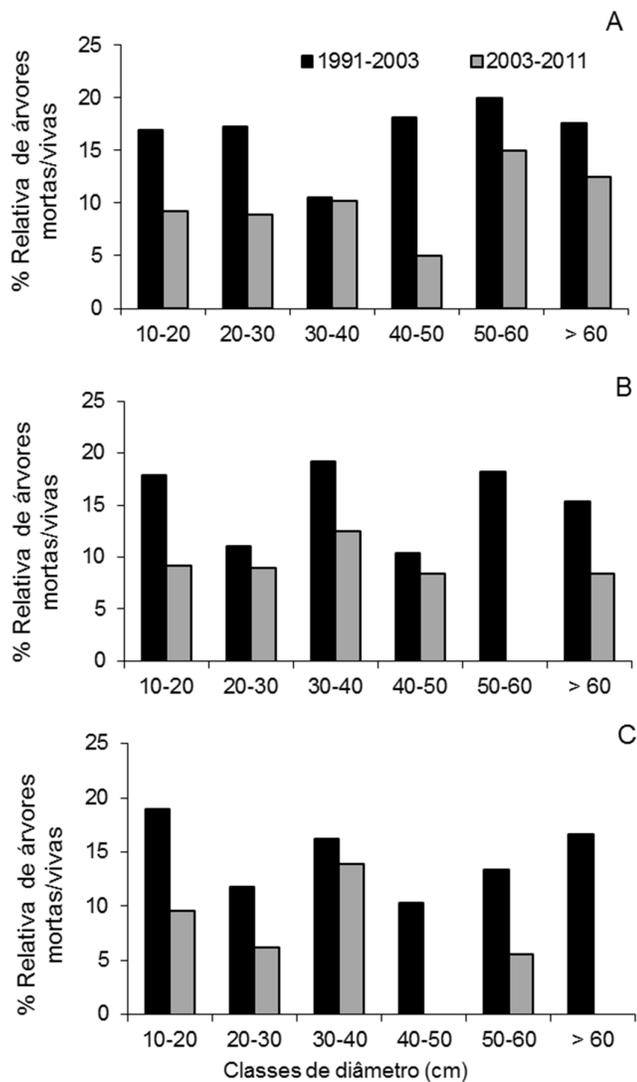


Figura 5.6 Porcentagem relativa de árvores mortas pelo número de árvores vivas por classe diamétrica para os intervalos de 1991-2003 (■) e 2003-2011 (▒). A) Floresta Rica em Peltogyne, B) Floresta Pobre em Peltogyne e C) Floresta Sem Peltogyne da Ilha de Maracá, Roraima.

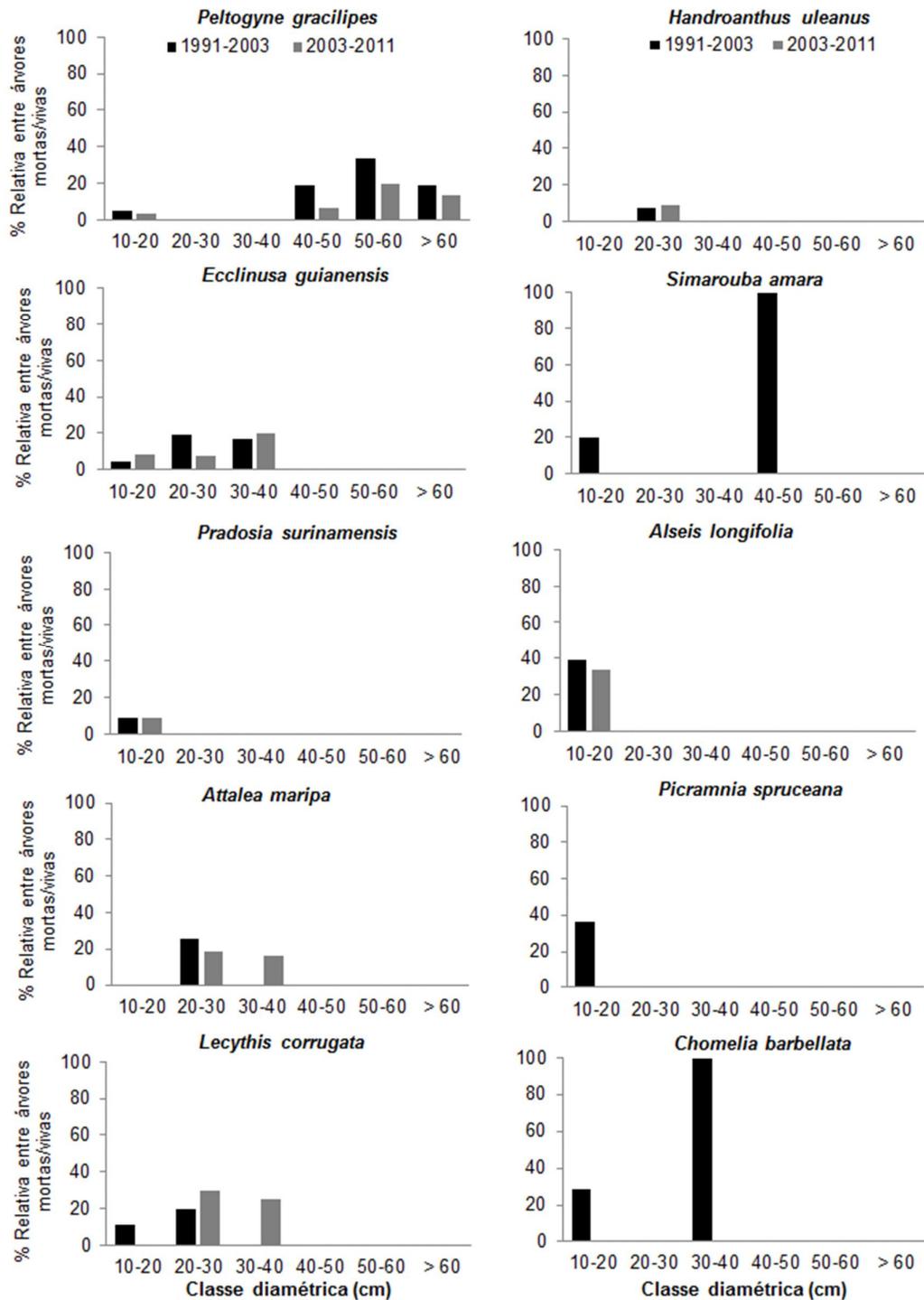


Figura 5.7 Porcentagem relativa de árvores mortas pelo número de árvores vivas por classes diamétricas das dez espécies com maiores valores de IVC em 1991 para os intervalos de 1991-2003, 2003-2011 na Floresta Rica em Peltogyne, da Ilha de Maracá, Roraima.

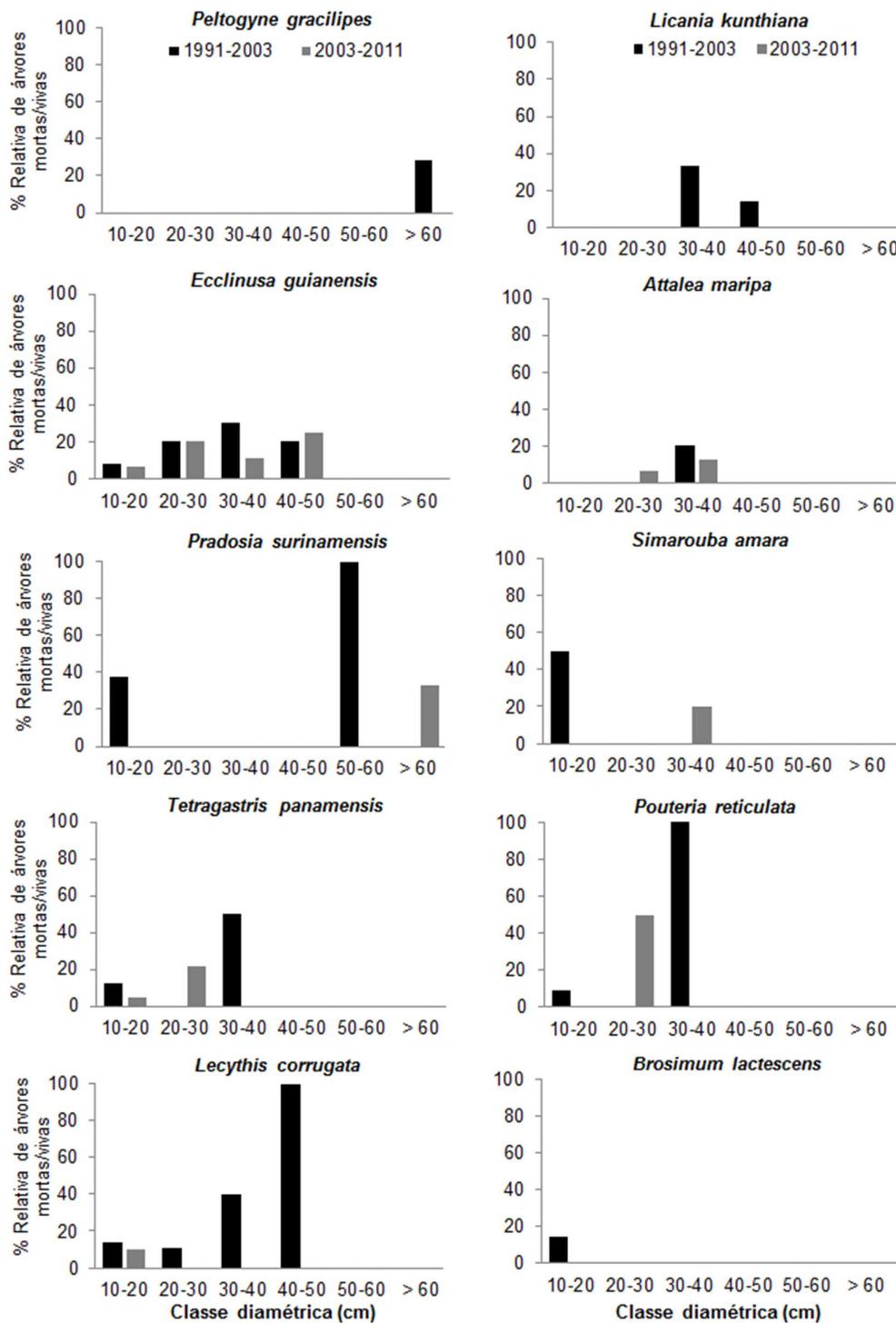


Figura 5.8 Porcentagem relativa de árvores mortas pelo número de árvores vivas por classes diamétricas das dez espécies com maiores valores de IVC em 1991 para os intervalos de 1991-2003, 2003-2011 na Floresta Pobre em Peltogyne, da Ilha de Maracá, Roraima.

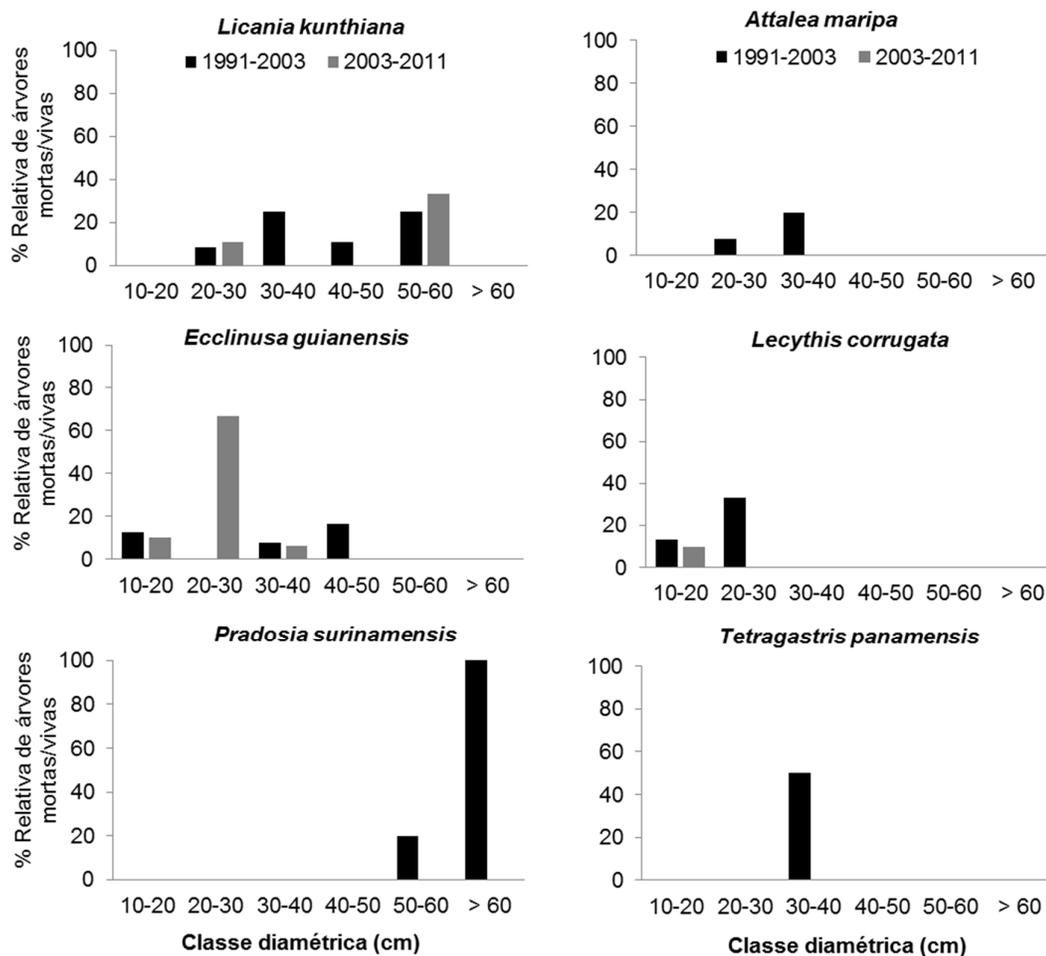


Figura 5.9 Porcentagem relativa de árvores mortas pelo número de árvores vivas por classes diamétricas das dez espécies com maiores valores de IVC em 1991 para os intervalos de 1991-2003, 2003-2011 na Floresta Sem Peltogyne, da Ilha de Maracá, Roraima. *Himathantus articulatus*, *Pouteria hispida*, *Simarouba amara* e *Brosimum lactescens* não tiveram indivíduos mortos na FSP no período analisado.

5.3.5 Taxa de crescimento das árvores

O crescimento em DAP das árvores não diferiu entre as florestas em nenhum dos intervalos (Florestas x intervalos; $F = 0.285$ e $P = 0.7532$) (Figura 5.10). Mas, houve diferença significativa no crescimento entre os intervalos ($F = 99.89$, $P \leq 0.001$), sendo o menor crescimento em todas as florestas registrado no primeiro intervalo (1991-2003) (Figura 5.10). Nesse intervalo, o crescimento médio das árvores foi de $1.5 (\pm 0.4)$ mm.ano⁻¹ na FRP, $1.3 (\pm 0.4)$ mm.ano⁻¹ na

FPP e $1.1 (\pm 0.3) \text{ mm.ano}^{-1}$ na FSP, no segundo intervalo (2003-2011) o crescimento médio aumentou para $2.6 (\pm 0.6) \text{ mm.ano}^{-1}$ na FRP, $2.3 (\pm 0.5) \text{ mm.ano}^{-1}$ na FPP e $2.2 (\pm 0.4) \text{ mm.ano}^{-1}$ na FSP.

Considerando o efeito dos intervalos entre as classes diamétricas (Figura 5.11), verificou-se que o crescimento em DAP foi menor em todas as classes diamétricas no intervalo (1991-2003), com exceção apenas da menor classe (10-20 cm de DAP; $P = 0.4650$). As árvores com DAP ≥ 40 cm foram as que tiveram menor crescimento em DAP no primeiro intervalo, sendo a maior variação observada no crescimento de árvores ≥ 60 cm ($P \leq 0.001$). O crescimento médio para essa classe foi de $1.2 (\pm 0.6) \text{ mm.ano}^{-1}$ entre 1991-2003 e $2.5 (\pm 1.2) \text{ mm.ano}^{-1}$ entre 2003 -2011 (Figura 5.11).

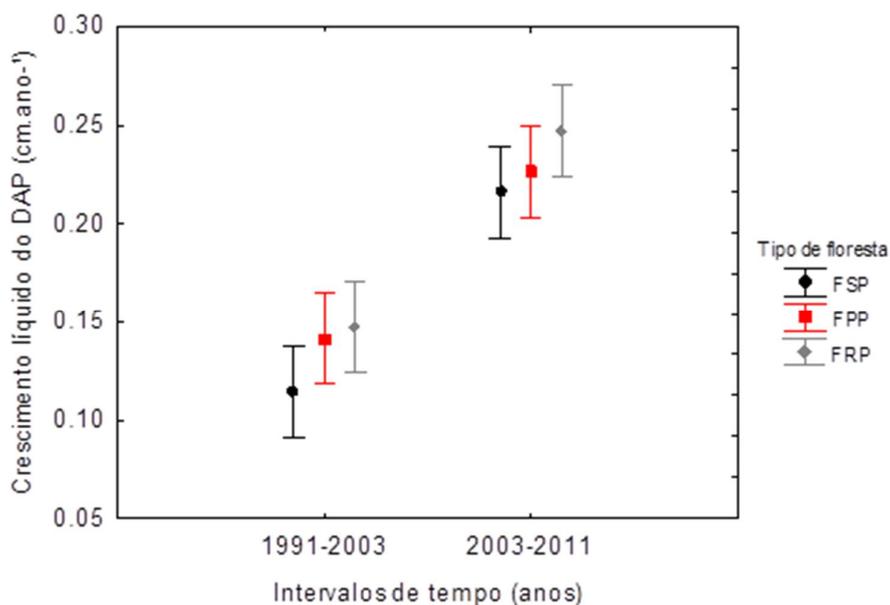


Figura 5.10 Crescimento em DAP (cm.ano⁻¹) (média \pm desvio padrão) para a Floresta Rica em Peltogyne (FRP), Florestas Pobre em Peltogyne e Floresta Sem Peltogyne (FSP) na Ilha de Maracá, Roraima, para os intervalos entre 1991-2003 e 2003-2011. As médias foram comparadas por meio de Anova com interação entre fatores e pelo pós-teste de Tukey a 5% de significância.

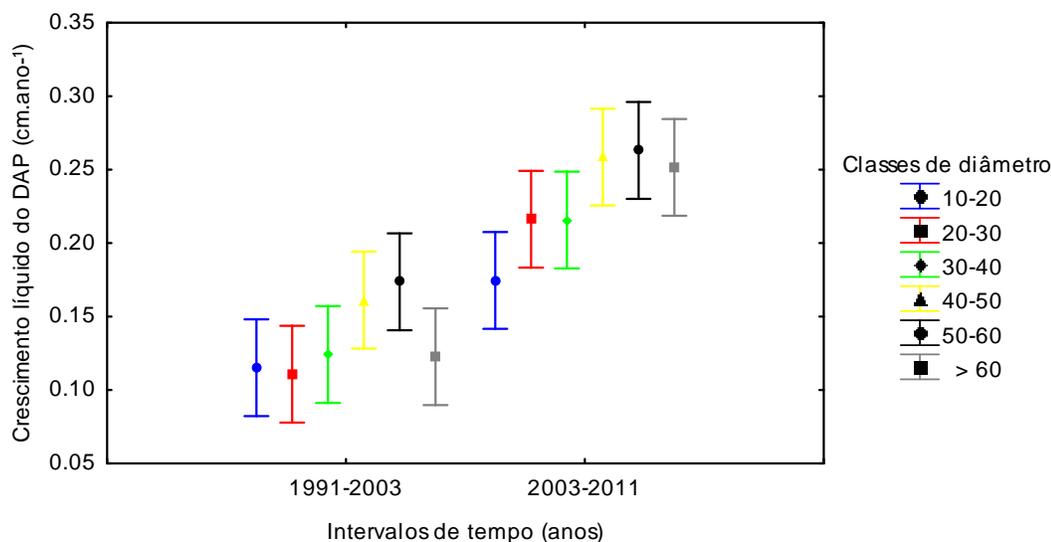


Figura 5.11 Variação no crescimento em DAP (diâmetro medido à 1.30m do solo) (média \pm desvio padrão) das árvores < 10 cm nas florestas na Ilha de Maracá entre as classes de diâmetro (10-20 cm, 20-30 cm, 30-40 cm, 40-50 cm, 50-60 cm e < 60 cm) e os intervalos (1991-2003 e 2003-2011). As médias foram comparadas por meio de Anova com interação entre fatores e pelo pós-teste de Tukey a 5% de significância.

5.3.6 Variação na biomassa acima do solo

As florestas não diferiram quanto à biomassa, também não foi encontrada variação significativa nos três inventários (Tabela 5.3). Em 1991, a biomassa foi estimada em 372.7 Mg.ha⁻¹ na FRP, 383.3 Mg.ha⁻¹ na FPP e 395.4 Mg.ha⁻¹ na FSP. Em 2003, a biomassa foi reduzida para 356.5 Mg.ha⁻¹ na FRP, 284.8 Mg.ha⁻¹ na FSP e a maior perda foi na FPP, onde a biomassa diminuiu para 360 Mg.ha⁻¹, redução de 6.1% em relação ao primeiro inventário. Entre 2003-2011 as florestas acumularam biomassa em relação ao período 1991-2003. No entanto, esse acúmulo não foi suficiente para repor a perda que houve no primeiro intervalo, resultando em um déficit na biomassa entre 1991-2011 de 3.7% na FRP e 4.8% na FPP. Na FSP, a biomassa estimada em 2011 foi de 303.3 Mg.ha⁻¹, o que significa um aumento de 2.7% da biomassa em relação ao primeiro inventário (Tabela 5.3).

Na FRP as espécies que tiveram maior redução de biomassa entre 1991-2003 foram *Chomelia barbellata* (-61%) e *Picramnia spruceana* (-25.5%).

Peltogyne gracilipes, *Alseis longifolia* e *Attalea maripa* tiveram redução de biomassa nos dois intervalos. No entanto, a redução no segundo intervalo foi menor. Já *Pradosia surinamensis*, *Handroanthus uleanus* e *Simarouba amara* obtiveram ganho em biomassa nos dois intervalos, porém com ganho maior no segundo intervalo (Tabela 5.3).

Na FPP, *Peltogyne gracilipes* teve uma considerável redução na biomassa (-17.6%) entre 1991-2003 e um pequeno ganho (3.2%) entre 2003-2011. *Ecclinusa guianensis*, *P. surinamensis* e *A. maripa* perderam biomassa nos dois intervalos, ao contrário de *Tetragastris panamensis*, *Simarouba amara* e *Brosimum lactescens* que ganharam biomassa em ambos os intervalos (Tabela 5.3).

Na FSP, houve redução de biomassa de *E. guianensis*, *P. surinamensis* e *A. maripa* no primeiro intervalo e de *Licania kunthiana*, que perdeu biomassa nos dois intervalos. As demais espécies acumularam biomassa nos dois inventários, com destaque de *Himatanthus articulatus* e *Brosimum lactescens* que tiveram aumento na biomassa de 21.4% (1991-2003) e 23.6% (2003-2011) respectivamente (Tabela 5.3). Desta forma as espécies *Pradosia surinamensis*, *Handroanthus uleanus*, *Simarouba amara*, *Tetragastris panamensis*, *Brosimum lactescens* e *Himatanthus articulatus* se destacaram como resistentes a seca.

As lianas tiveram um discreto aumento na biomassa de 1.7% na FPP e 2.9% na FSP, e redução de 100% na FRP, devido à morte dos indivíduos e ausência de novos recrutas (Tabela 5.3).

Tabela 5.3 Valores médios de biomassa aérea e de mudança da biomassa em entre os intervalos 1991-2003, 2003-2011 e 1991-2011 para as 10 espécies mais abundantes na Floresta Rica em Peltogyne, Floresta Pobre em Peltogyne e Floresta Sem Peltogyne da Ilha de Maracá, Roraima.

Espécies	Biomassa total (Mg.ha ⁻¹)			Mudança da Biomassa (%)			
	1991	2003	2011	1991-2003	2003-2011	1991-2011	
FLORESTA RICA EM PELTOGYNE	<i>Peltogyne gracilipes</i> Ducke	239.3	224	217.5	-6.4	-2.9	-9.1
	<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	18.7	17.5	19.2	-6.3	9.5	2.6
	<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) Penn.	26.6	29.7	33.8	11.3	14.1	26.9
	<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	11.9	10.1	9.3	-15.2	-8	-21.9
	<i>Lecythis corrugata</i> Poit.	13.3	14.4	11.1	8.1	-22.8	-16.5
	<i>Handroanthus uleanus</i> (Kraenzl.) S.O.Grose.	11.3	11.8	12.4	4.5	5.2	10
	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	12	12.6	13.7	5	9	14.5
	<i>Alseis longifolia</i> Ducke	1.7	1.3	1.1	-21.3	-15.5	-33.5
	<i>Picramnia spruceana</i> Engl.	0.8	0.6	0.7	-25.5	20.7	-10
	<i>Chomelia barbellata</i> Standl.	2.2	0.9	1.1	-61	30.4	-49.1
	Lianas	0.2	0.1	0	-31.59	-100.00	-100.00
Total	372.7	356.5	359	-4.3	0.7	-3.7	
FLORESTA POBRE EM PELTOGYNE	<i>Peltogyne gracilipes</i> Ducke	103.7	85.5	88.2	-17.6	3.2	-14.9
	<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	30.5	27	25.5	-11.6	-5.3	-16.3
	<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) Penn.	60	53.9	45.5	-10.2	-15.5	-24.1
	<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	21.4	23.2	24.8	8	7.1	15.7
	<i>Lecythis corrugata</i> Poit.	18	14.5	16.2	-19.6	11.7	-10.2
	<i>Licania kunthiana</i> Hook.	41.2	41.7	39.3	1.1	-5.6	-4.5
	<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	11	11	9.8	-0.3	-10.7	-11
	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	16.1	19.3	20.6	20.1	6.7	28.2
	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	9.7	9.4	11.9	-3.3	26.7	22.5
	<i>Brosimum lactescens</i> (Moore) C.C. Berg	12.2	13.5	15	11	11.1	23.3
Lianas	0.3	0.3	0.3	0	1.8	1.8	
Total	383.6	360	365.1	-6.1	1.4	-4.8	

	Espécies	Biomassa total (Mg.ha ⁻¹)			Mudança da Biomassa (%)		
		1991	2003	2011	1991-2003	2003-2011	1991-2011
FLORESTA SEM PELTOGYNE	<i>Licania kunthiana</i> Hook. F.	76.8	70.3	68.8	-8.4	-2.2	-10.4
	<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	36.3	35.1	36.9	-3.3	5.2	1.7
	<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) Penn.	53.9	47.4	53.1	-12.1	11.9	-1.6
	<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	9.1	8.8	9.6	-4.1	9.8	5.2
	<i>Lecythis corrugata</i> Poit.	12.2	13.4	15	9.9	11.7	22.8
	<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	20.1	20.6	22.3	2.2	8.6	11
	<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woods	6.3	7.7	8.9	21.4	16.1	40.8
	<i>Pouteria hispida</i> Eyma agg.	19.9	22	23.7	10.2	7.9	18.9
	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	10.8	11.8	12.4	10	5.1	15.6
	<i>Brosimum lactescens</i> (Moore) C.C. Berg	8.3	9.6	11.9	15.2	23.6	42.4
	Lianas	0.4	0.5	0.4	14.8	-10.42	2.9
	Total	295.4	284.8	303.3	-3.6	6.5	2.7

Continuação tabela 5.3

5.3.7 Dinâmica de populações

O primeiro intervalo (1991-2003) foi desfavorável para o crescimento em DAP na maioria das espécies analisada em cada floresta (Figuras 5.12, 5.13 e 5.14). A média geral do crescimento das espécies com abundância ≥ 5 indivíduos em todos os inventários na FRP foi de 0.39 (± 0.28) cm.ano⁻¹, entre 1991-2003, e 0.62 (± 0.24) cm.ano⁻¹, entre 2003-2011, na FPP esses valores foram 0.43 (± 0.18) cm.ano⁻¹ e 0.57 (± 0.21) cm.ano⁻¹ e na FSP 0.32 (± 0.15) cm.ano⁻¹ e 0.53 (± 0.25) cm.ano⁻¹ (Tabela 5.4). A diferença na média geral do crescimento desse grupo de espécie entre os intervalos 1991-2003 e 2003-2011 foi de 63% na FRP, 45% na FPP a 75% na FSP.

Poucas espécies tiveram incremento em DAP ≥ 0.5 cm.ano⁻¹ entre 1991-2003, essas espécies foram *Simarouba amara* (1.32 cm.ano⁻¹ na FRP e 0.92 cm.ano⁻¹ na FPP), *Peltogyne gracillipes* (0.83 cm.ano⁻¹ na FRP e 0.89 cm.ano⁻¹ FPP), *Peltogyne paniculata* (0.61 cm.ano⁻¹ na FRP) e *Tetragastris panamensis*

(0.62 cm.ano⁻¹ na FSP) (Tabela 5.4). As espécies que tiveram os maiores incrementos em DAP (*S. amara* – FRP e *P. gracilipes* - FRP e FPP) cresceram mais no primeiro intervalo (Tabela 5.4). *Ecclinusa guianensis* e *Pradosia surinamensis* tiveram comportamento similar em todas as florestas, como maior crescimento entre 2003-2011. Espécies que tiveram o crescimento ≤ 0.2 cm.ano⁻¹ no primeiro intervalo (*Alseis longifolia*, *Handroanthus uleanus*, *Attalea maripa* na FRP, *Duguetia lucida*, *Amaioua corymbosa*, *A. maripa*, *Pouteria surumuensis* e *Astrocaryum aculeatum* na FSP) tiveram aumento bastante significativo no crescimento entre 2003-2011.

Com exceção das palmeiras *A. aculeatum* e *A. maripa* que não apresentam crescimento secundário e *Chomelia barbellata* (FRP), que obteve taxa de crescimento negativo, a taxa de crescimento anual em relação ao DAP médio de cada espécie variou entre 0.09%ano⁻¹ (*P. surumuensis* - FSP) a 1.94%ano⁻¹ (*S. amara* - FRP) no intervalo 1991-2003. No segundo intervalo (2003-2011) a variação nessa taxa foi de 0.28%ano⁻¹ (*Pouteria hispida* – FPP) a 3.07%ano⁻¹ (*Guatteria schomburgkiana* – FSP) (Tabela 5.4). As espécies presente nas três florestas (*A. maripa*, *E. guianensis*, *Himatanthus articulatus*, *Lecythis corrugata*, *P. surinamensis* e *S. amara*) tiveram DAP em média menor na FRP, onde obtiveram maior taxa de crescimento, com exceção apenas de *Attalea maripa*, que cresceu mais na FSP (Tabela 5.4). Algumas espécies mantiveram suas taxas de crescimento inalteradas entre os intervalos, tais como *L. corrugata* nas três florestas, *H. articulatus*, *Picramnia spruceana* na FRP, *L. kunthiana* e *Pouteria hispida* na FPP e *Duroia eriopila*, *Tetragastris panamensis*, *P. hispida* na FSP. (Tabela 5.4; Figuras 5.12, 5.13 e 5.14).

Grande parte das espécies tendeu a ter maior taxa de recrutamento entre 2003-2011 e maior taxa de mortalidade entre 1991-2003 (Figuras 5.12, 5.13 e 5.14). *S. Amara*, embora tenha tido alta taxa de crescimento, não recrutou nenhum indivíduo entre 1991-2011 em nenhuma das florestas. *E. guianensis* e *P. surinamensis* se mantiveram estáveis em todas as florestas, com taxas balanceadas de recrutamento e mortalidade nos dois intervalos. O recrutamento de *P. gracilipes* foi maior entre 2003-2011, tanto na FRP quanto na FPP. *Drypetes variabilis* (FPP), *A. longifolia* (FRP e FPP) e *P. spruceana* (FRP)

apresentaram dinâmica populacional desbalanceadas com taxas de recrutamento igual a zero ou muito baixas e taxa de mortalidade e perda em área basal elevadas (Tabela 5.4). *Duguetia lucida* (FSP) e *Guatteria schomburgkiana* (FSP) são espécies com dinâmica acelerada.

Tabela 5.4 Relação das espécies com mais de 5 indivíduos no inventário de 1991 nas parcelas das Florestas Rica em Peltogyne, Pobre em Peltogyne e Sem Peltogyne, da Ilha de Maracá, Roraima, e seus respectivos diâmetro médio à altura do peito (DAP - 1.30 m do solo), crescimento em DAP (mm.ano⁻¹), taxas de crescimento em relação ao DAP (Tx. de cresc. %ano⁻¹), recrutamento, mortalidade anuais para o intervalo 1991-2011.

	FLORESTA RICA EM PELTOGYNE								
	DAP médio (cm)	Crescimento mm/ano		Tx de cresc. (%ano ⁻¹)		Recrutamento (%ano ⁻¹)		Mortalidade (%ano ⁻¹)	
		1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	22.38	13.7	12.5	1.94	1.78	0.00	0.00	2.16	0.00
<i>Peltogyne paniculata</i> (Aubl.) Sandw	14.70	6.1	9.5	1.33	2.06	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	12.93	4.5	8.2	1.11	2.02	2.07	1.49	0.00	0.00
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woods	14.82	4.3	4.2	0.92	0.91	0.00	2.57	2.76	0.00
<i>Picramnia spruceana</i> Engl.	12.50	3.4	4.3	0.87	1.11	0.00	0.00	3.70	0.00
<i>Lecythis corrugata</i> Poit.	19.53	4.6	5.2	0.74	0.84	0.00	0.00	1.14	2.26
<i>Peltogyne gracilipes</i> Ducke	38.37	8.3	6.0	0.69	0.50	1.63	2.28	0.91	1.05
<i>Alseis longifolia</i> Ducke	12.23	1.6	3.4	0.43	0.88	0.72	1.49	4.02	4.03
<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) Penn.	21.98	2.7	8.4	0.39	1.21	0.70	0.79	0.48	0.79
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	20.42	2.0	8.5	0.32	1.32	0.59	1.35	0.95	1.35
<i>Handroanthus uleanus</i> (Kraenzl.) S.O.Grose.	19.47	1.5	4.4	0.25	0.71	1.14	0.47	0.30	0.47
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	26.77	0.8	1.6	0.09	0.19	0.37	1.42	1.99	2.69
<i>Chomelia barbellata</i> Standl.	17.05	-3.1	5.0	-0.58	0.92	1.51	2.18	3.84	0.00

FLORESTA POBRE EM PELTOGYNE

	DAP médio (cm)	Crescimento mm/ano		Tx de cresc. (%ano ⁻¹)		Recrutamento (%ano ⁻¹)		Mortalidade (%ano ⁻¹)	
		1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	36.43	9.2	10.6	0.81	0.92	0.00	0.00	0.62	1.14
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woods	22.03	4.9	6.9	0.71	1.00	0.00	0.00	1.28	0.00
<i>Lecythis corrugata</i> Poit.	19.89	3.6	0.45	0.57	0.73	0.79	1.31	1.73	0.89
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	19.92	3.5	7.1	0.55	1.14	0.49	0.44	0.95	1.27
<i>Peltogyne gracilipes</i> Ducke	52.52	8.9	5.4	0.54	0.33	0.54	0.86	1.04	0.00
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	19.33	3.0	8.3	0.50	1.36	1.11	0.00	1.11	0.00
<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) Penn.	35.49	4.7	7.9	0.42	0.71	0.43	0.73	1.93	0.73
<i>Brosimum lactescens</i> (Moore)C.C. Berg	23.26	3.0	4.5	0.41	0.62	0.79	1.24	0.79	0.00
<i>Pouteria hispida</i> Eyma agg.	33.66	3.5	3.0	0.33	0.28	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Licania kunthiana</i> Hook. F.	32.53	3.2	4.3	0.32	0.42	0.00	0.73	0.76	1.42
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	28.21	2.2	6.0	0.25	0.68	1.60	2.18	1.60	1.77
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	27.57	1.5	0.2	0.17	0.02	0.00	0.00	0.35	1.29

Continuação tabela 5.4

FLORESTA SEM PELTOGYNE									
	DAP médio (cm)	Crescimento mm/ano		Tx de cresc. (%ano ⁻¹)		Recrutamento (%ano ⁻¹)		Mortalidade (%ano ⁻¹)	
		1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011	1991-2003	2003-2011
<i>Guatteria schomburgkiana</i> Mart.	12.25	4.5	1.18	1.17	3.07	3.84	0.00	5.61	6.49
<i>Lecythis corrugata</i> Poit.	20.01	4.6	3.9	0.74	0.62	0.45	2.83	1.28	0.77
<i>Drypetes variabilis</i> Vitt.	20.29	4.2	7.3	0.65	1.15	0.00	0.00	2.76	0.00
<i>Duroia eriopila</i> L.f.	13.13	2.7	2.7	0.65	0.65	0.00	4.69	2.76	0.00
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woods	20.24	3.9	6.1	0.62	0.96	0.83	0.66	0.00	0.00
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	32.46	6.2	6.2	0.61	0.61	1.51	1.14	1.51	0.00
<i>Pouteria hispida</i> Eyma agg.	30.67	5.0	3.5	0.52	0.37	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Brosimum lactescens</i> (Moore)C.C. Berg	27.96	4.4	11.0	0.50	1.25	1.11	0.00	0.00	0.00
<i>Duguetia lucida</i> Urb	11.17	1.3	4.1	0.38	1.15	6.66	1.77	3.70	1.89
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	45.53	5.2	4.9	0.36	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) Penn.	35.58	3.8	7.7	0.34	0.69	0.35	1.14	0.69	0.00
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	30.99	2.5	8.4	0.26	0.86	0.52	1.35	0.77	1.83
<i>Licania kunthiana</i> Hook. F.	36.22	2.9	4.9	0.26	0.43	0.00	0.00	1.01	0.95
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	28.88	1.9	2.7	0.21	0.30	0.50	0.81	0.98	0.00
<i>Amaioua corymbosa</i> Kunth	11.89	0.5	1.5	0.12	0.41	2.07	5.12	0.00	0.00
<i>Pouteria surumuensis</i> Baehni	15.95	0.5	3.1	0.09	0.61	0.00	2.18	0.00	0.00
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G.F.W. Mey	20.96	0.1	-0.3	0.01	-0.04	2.76	2.18	1.51	2.18

Continuação tabela 5.4

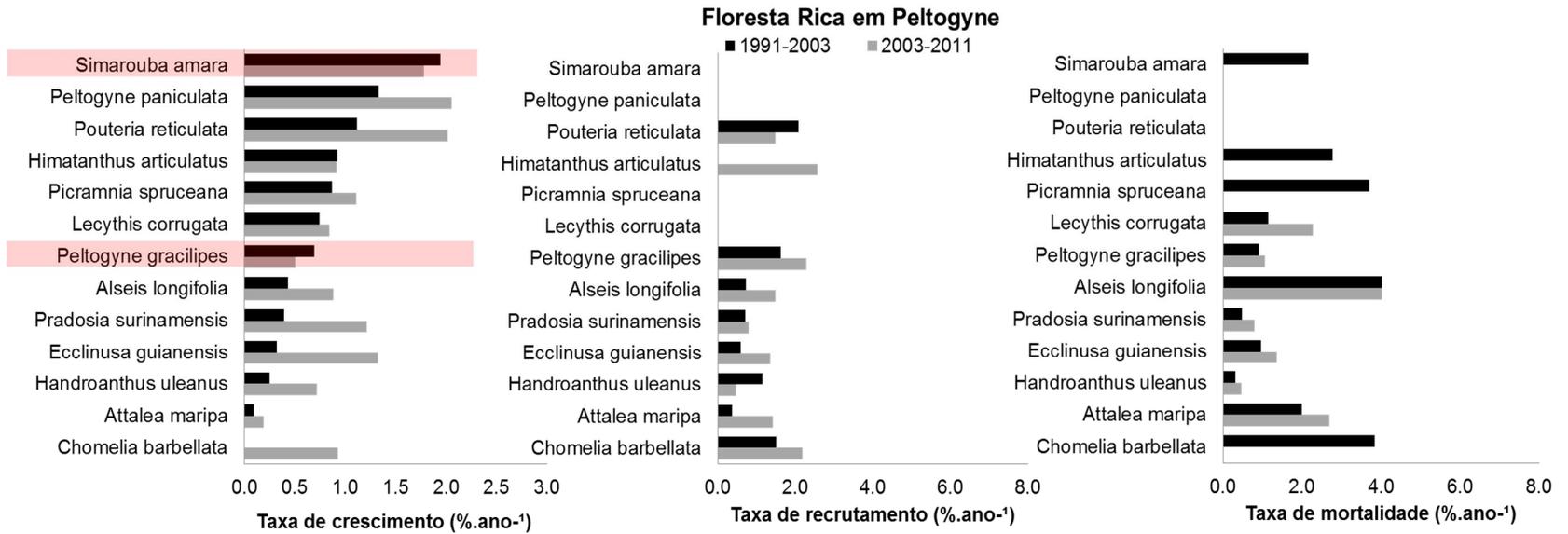


Figura 5.12 Distribuição das taxas de crescimento em DAP (%ano⁻¹), mortalidade (%ano⁻¹) e recrutamento (%ano⁻¹) das populações com N ≥ 5 indivíduos nos inventários realizados em 1991, 2003 e 2011 na Floresta Rica em Peltogyne na Ilha de Maracá, Roraima. Espécies destacadas em vermelho tiveram maior taxa de crescimento no intervalo de 1991-2003 (barra preta) em relação a 2003-2011 (barra cinza).

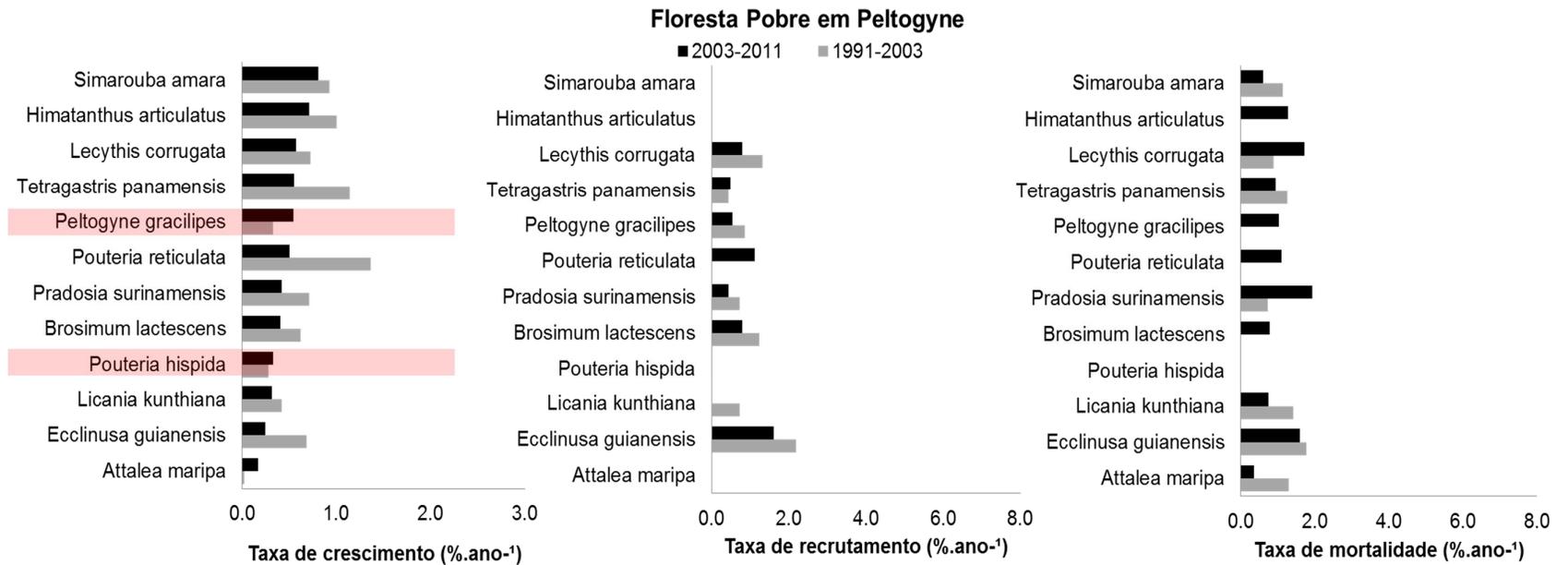


Figura 5.13 Distribuição das taxas de crescimento em DAP (%ano⁻¹), mortalidade (%ano⁻¹) e recrutamento (%ano⁻¹) das populações com N ≥ 5 indivíduos nos inventários realizados em 1991, 2003 e 2011 na Floresta Pobre em Peltogyne na Ilha de Maracá, Roraima. Espécies destacadas em vermelho tiveram maior taxa de crescimento no intervalo de 1991-2003 (barra preta) em relação a 2003-2011 (barra cinza).

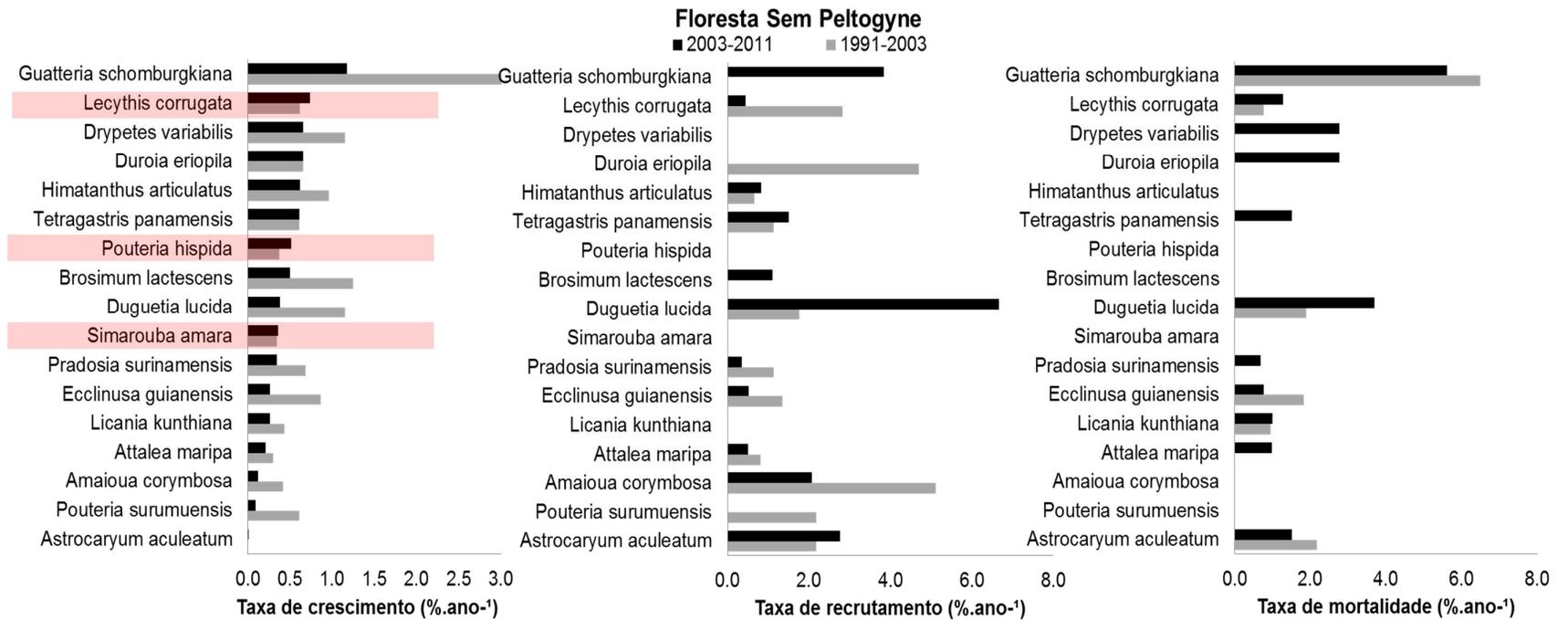


Figura 5.14 Distribuição das taxas de crescimento em DAP (%ano⁻¹), mortalidade (%ano⁻¹) e recrutamento (%ano⁻¹) das populações com N ≥ 5 indivíduos nos inventários realizados em 1991, 2003 e 2011 na Floresta Sem Peltogyne na Ilha de Maracá, Roraima. Espécies destacadas em vermelho tiveram maior taxa de crescimento no intervalo de 1991-2003 (barra preta) em relação a 2003-2011 (barra cinza).

5.4 DISCUSSÃO

5.4.1 Variação climática entre os intervalos 1991- 2003 e 2003 - 2011

Os períodos de seca identificados para a região de Maracá, em que a diferença no déficit hídrico acumulado foi negativa, coincidem com a ocorrência dos eventos de El Niño na região Amazônica. Esses eventos cíclicos causam a elevação das temperaturas e diminuem as chuvas, resultando muitas vezes em secas prolongadas, especialmente no estado de Roraima (Barbosa *et al.*, 2003). Como previsto por Timmermann *et al.* (1999) e Nakagawa *et al.*, (2000), a partir da década de 80 os eventos de seca se tornaram mais longos e intensos.

A média da diferença do déficit hídrico máximo acumulado (DHMA) para o período entre 1991-2003 (DHMA = (-38.01 mm) está acima do valor relatado por Lewis *et al.* (2011) para Amazônia (DHMA \leq - 25 mm) para o intervalo entre 2000 e 2010, em que houve dois eventos fortes de seca em 2005 e 2010 que atingiram principalmente a região sul e sudeste da Amazônia brasileira. A seca de 2005, uma das mais fortes que ocorreu nos últimos 100 anos (Phillips *et al.*, 2009), parece não ter afetado o clima na região de Roraima, já que nesse período não foram registrados valores negativos para a diferença no DHMA. A média com valor negativo da diferença no DHMA entre os períodos 1991-2003 e 2003-2011, deve-se à frequência e à intensidade dos eventos de El Niño. Entre 1991-2003 foram registrados 3 desses fenômenos (1991-1993, 1998 e 2003), dois deles muito fortes e longos, enquanto para o segundo intervalo (2003-2011) somente dois eventos desse foram reportados, em 2007 e em 2010. No entanto, como os efeitos da seca sobre as florestas tropicais pode se estender por até dois anos após seu término (Phillips *et al.*, 2010), é possível que os resultados do inventário realizado no início de 2011, não tenha tido grande influência da seca de 2010.

Embora a seca que ocorreu entre 1991-1993 tenha sido a mais longa e intensa do período estudado resultando em 2 anos seguidos de DHMA negativo, não se tem informação do seu efeito sobre a vegetação no estado de Roraima. A seca de 1998 foi considerada uma das mais severas dentro do intervalo analisado, devido aos grandes incêndios que ocorreram no mesmo período (Cochrane *et al.*, 1999; Nascimento *et al.*, 2000). Entre 1997-1998, o volume das chuvas foi reduzido em média 50% na região amazônica (Moran *et al.*, 2006) e

algumas florestas chegaram a ter menos de 250 mm de água disponível para plantas em uma camada de 10 m de solo (Wuetrich, 2000), quando o normal seria, em média, 1500 mm (Nepstad *et al.*, 2004). Estima-se que 3.9 milhões de hectares de floresta foram queimados, resultando em perda de mais de 0.33 Pg de biomassa (Alencar *et al.*, 2006). Grande parte dos incêndios registrados entre 1997-1998 se concentraram em Roraima, onde mais de 1.4 milhões de hectares de florestas primárias foram queimadas (Barbosa e Fearnside, 1999).

Embora seja necessária uma análise mais refinada, os resultados da diferença no DHMA sugerem que na região centro-norte de Roraima as secas mais severas ocorrem em períodos distintos de grande parte da Amazônia. Segundo os resultados do déficit hídrico, alguns eventos de El Niño como os que ocorreram em 1995 e 2005 parecem não ter afetado o clima na região de Maracá.

5.4.2 Mudanças na estrutura da floresta e na composição florística proporcionadas pelos eventos de seca

Os valores de densidade/ha e área basal encontrados para as três florestas estão dentro da média descrita para florestas amazônicas maduras (Campbell *et al.*, 1986; Richards 1996). A distribuição dos indivíduos em classes diamétrica seguindo o modelo de *j*-reverso é comum para espécies climáticas tolerantes à sombra (Pires e Prance, 1977), as quais são típicas de florestas maduras (Bongers *et al.*, 1988; Richards, 1996; Carvalho e Nascimento, 2009). A riqueza e diversidade de espécies nas florestas em Maracá são consideradas baixas para o padrão das florestas tropicais o que pode estar relacionadas aos solos de baixa fertilidade que predominam em Maracá, um dos solos mais pobres já descrito para a região amazônica. A redução no H' entre os inventários de 1991 e 2011 na FRP está associada à perda de algumas espécies e também ao aumento na abundância de *Peltogyne gracilipes* registrado entre 1991-2003.

É esperado que os padrões de composição e dominância de espécies arbóreas mudem drasticamente após eventos de seca severa (Slik *et al.*, 2008; Enquist e Enquist, 2011). No entanto, as florestas em Maracá mostraram poucas mudanças em termos estruturais e de riqueza de espécies ao longo dos 20 anos. Porém, a maioria das novas espécies recrutadas nas florestas em Maracá nos inventários de 2003 e 2011 são pioneiras ou secundárias iniciais como *Genipa*

americana, *Cecropia* sp., *Rinorea brevipes* e *Maprounea guianensis*, e muitas das espécies que foram excluídas eram secundárias tardias (*Aspidosperma nitidum*, *Crepidospermum goudotianum*, *Astrocaryum aculeatum*, *Eschweilera pedicellata*, *Faramea longifolia*, *Enterolobium schomburgkii*, *Hymenaea courbaril*, *Machaerium* sp. e *Ormosia smithii*). Grande parte das espécies ou gêneros excluídos são consideradas fortemente associadas a ambientes úmidos e muitas das pioneiras recrutadas são generalistas de acordo com Butt *et al.* (2013). Portanto, a substituição de espécies de grupos ecológicos diferentes podem ser indícios de alterações de ordem climáticas que afetam o regime hidrológico do solo. O aumento de espécies pioneiras e redução de espécies tolerantes ao sombreamento também foi relatado como um efeito da seca em floretas tropicais na África (Fauset *et al.*, 2012). A substituição de espécies secundárias por pioneiras induzida pela seca pode estar associada à abertura de clareiras ocasionada pela morte de indivíduos de grande porte, que são mais susceptíveis a morte durante períodos secos (Phillips *et al.*, 2009) e ao aumento da radiação solar nestes pontos (Wright e Calderón, 2006).

A densidade de grandes lianas (4 ind.ha⁻¹) em Maracá está abaixo do limite relatado para as florestas neotropicais (3 - 20 lianas ha⁻¹) (Rollet, 1974). Durante o período de avaliação também não foram recrutados novas lianas e metade dos indivíduos amostrados em 1991 estavam mortos em 2011. Esse resultado difere de alguns estudos que mostram o aumento da densidade de lianas nas florestas maduras Amazônicas (Phillips *et al.*, 2002b; Wright *et al.*, 2004; Mews *et al.*, 2011). Os baixos valores de densidade e recrutamento de lianas podem estar associados à baixa taxa de distúrbios, como sugerido por Schnitzer e Bongers (2002, 2011), uma vez que não se tem relatos, nos últimos 30 anos, de incêndios ou desmatamento na Ilha de Maracá (Nascimento *et al.*, 1997) e também aos eventos de seca. As lianas, assim como as espécies arbóreas, estão mais susceptíveis a morte em locais mais secos, elevando a mortalidade em até 70% em relação às áreas mais úmidas (Nepstad *et al.*, 2007).

As pequenas alterações na composição florística e dominância das espécies arbóreas, podem estar relacionadas à exclusão e recrutamento de espécies raras ou de ocorrência em baixa densidade, que podem estar associadas às flutuações climáticas ou a pequenos distúrbios locais de ordem natural, como a abertura de clareiras, ocasionadas pela morte de algum indivíduo

adulto. A substituição de espécies secundárias tardias por pioneiras pode diminuir o estoque de carbono nessas florestas. De modo geral, espécies pioneiras são caracterizadas por madeira mais leve e ciclo de vida mais curto (Swaine e Whitmore, 1988) e por isso estocam menos carbono quando comparadas com espécies secundárias tardias (Taberelli *et al.*, 2008). Dessa forma, a substituição de espécies tolerantes ao sombreamento por espécies exigentes a luz induzida pelas mudanças climáticas, a qual também simulada por Fischer *et al.* (2014) pode modificar o balanço entre a emissão e a absorção de CO₂ pelas florestas em Maracá.

5.4.3 Dinâmica da comunidade, taxa de crescimento e mudança na biomassa acima do solo

As taxas de recrutamento e mortalidade encontradas para as florestas em Maracá estão próximas aos valores relatados por Higuchi *et al.* (2004) para as florestas de terra firme amazônicas. Nas florestas em Maracá a variação na taxa de mortalidade entre períodos com e sem seca não foi tão expressiva quanto aos resultados já relatados para as florestas no Panamá (Condit *et al.*, 1995) ou na Amazônia central (Williamson *et al.*, 2000; Nepstad *et al.*, 2007) em que a taxa de mortalidade em períodos secos associados a ocorrência de El Niños foi de aproximadamente 2%. No entanto, o aumento de aproximadamente 20% na taxa de mortalidade no primeiro intervalo, em que a diferença no DHMA foi de aproximadamente -40 mm.mês⁻¹, está próximo ao aumento da mortalidade estimado para a Amazônia em períodos com diferença no MDHA inferior a -50 mm.mês⁻¹ (Phillips *et al.*, 2010). O aumento da mortalidade no intervalo seco, embora em situações isoladas não seja tão relevante, pode passar a ter um impacto significativo sobre a vegetação caso a frequência e a intensidade das secas aumente.

Os valores da taxa de rotatividade estão próximos ao limite inferior reportado por Philips (1996) para florestas tropicais maduras (1-3% ano⁻¹), indicando pouca mudança no número de indivíduos e na área basal entre os anos 1991 e 2011. Nascimento *et al.* (2007) já apontavam baixa rotatividade para as florestas em Maracá, assim como Marimon *et al.* (2014), para a floresta monodominante de *Brosimum rubescens* em Nova Xavantina – Mato Grosso

(1.63%ano⁻¹). A baixa rotatividade nesses casos pode estar associada a características edáficas, pois as florestas com alta rotatividade normalmente possuem solos relativamente jovens (Quesada *et al.*, 2012) e provavelmente mais férteis que os solos encontrados em Maracá ou na Floresta de *B. rubescens*. Além disso, essa discrepância precisa ser analisada com cautela, uma vez que o método de amostragem utilizado por Nascimento *et al.* (1997) impõe imitações devido ao tamanho da unidade amostral, mínimo utilizado em florestas amazônicas (Clark *et al.*, 2001; Chave *et al.*, 2005) e ao baixo número de réplicas.

A taxa de crescimento encontrada para as florestas em Maracá está de acordo com os valores descritos para florestas amazônicas maduras que variam de 0.1 cm.ano⁻¹ a 0.7 cm.ano⁻¹ (Vieira *et al.*, 2005; Chao *et al.*, 2008; Maza-villalobos *et al.*, 2013). O maior crescimento para as árvores com DAP \geq 30 cm também foi relatado em outros trabalhos em florestas tropicais (Clark e Clark, 1996; Chambers, 1998; Vieira *et al.*, 2005). A significativa redução de aproximadamente 40% no crescimento em DAP das árvores no intervalo seco também tem sido relatada para outras florestas na Amazônia (Maza-villalobos *et al.*, 2013; Rowland *et al.*, 2014).

Os valores de biomassa acima do solo para os indivíduos com DAP \geq 10 cm das florestas em Maracá estão dentro da variação de 290 a 380 Mg.ha⁻¹ de biomassa estimada para a Amazônia brasileira (Baker *et al.*, 2004). Na floresta monodominante de *B. rubescens* também houve redução na biomassa entre 1996-2010 (Marimon *et al.*, 2014). Nascimento *et al.* (2007, 2013) relatou que a perda aproximada de 5% da biomassa viva acima do solo entre os anos 1991 e 2003 estava associada à biomassa perdida pela morte de indivíduos de grande porte, a qual não foi repostada pelos novos indivíduos recrutados. A inclusão do intervalo 2003-2011 nas análises mostrou que as florestas em Maracá recuperaram parte da biomassa perdida no primeiro intervalo. A biomassa viva acima do solo das 5 espécies mais abundantes nas florestas em Maracá (*Ecclinusa guianensis*, *Lecythis corrugata*, *Licania kunthiana*, *Peltogyne gracilipes* e *Pradosia surinamensis*) permaneceu similar entre os inventários, indicando que as populações das espécies de maior abundância em Maracá se mantiveram estáveis entre 1991-2011, apesar dos episódios de seca intensa que ocorreram no primeiro intervalo.

Os resultados da dinâmica das florestas em Maracá mostraram que o ganho em área basal dos indivíduos sobreviventes e dos recrutas, sobretudo no intervalo de 2003-2011, foi suficiente para repor as perdas ocorridas no intervalo entre 1991-2003. No entanto, o balanço geral entre perdas e ganhos entre 1991 - 2011 não produziu aumento significativo no estoque de biomassa nessas florestas, diferindo de outros trabalhos de escala maior que relataram que as florestas tropicais têm experimentado ganho tanto em número de indivíduos quanto em biomassa (Phillips e Gentry, 1994; Phillips *et al.*, 1998; Malhi e Grace 2000; Chave *et al.*, 2001; Baker *et al.*, 2004; Lewis *et al.*, 2004). Dessa forma, esse resultado ressalta o efeito negativo da seca, mais frequente no primeiro intervalo, sobre a produtividade e o acúmulo de biomassa nas florestas em Maracá, como demonstrado também em outros trabalhos realizados em florestas amazônicas (Phillips *et al.*, 2009; Nepstad *et al.*, 2007).

5.4.4 Dinâmica e Taxa de crescimento das populações

As taxas de crescimento encontradas para espécies analisadas também estão dentro do padrão relatado para a floresta amazônica. A diferença na resposta das espécies ao déficit hídrico do primeiro intervalo deve-se à variação na resistência à limitação da água disponível no solo. Espécies adaptadas a ambientes secos têm melhor sobrevivência e maior taxa de crescimento durante períodos secos que espécies adaptadas a ambientes úmidos (Van Splunder *et al.*, 1996; Allen e Breshears, 1998; Volaire *et al.*, 1998; Sack, 2004; Adams e Kolb, 2005; Engelbrecht *et al.*, 2005). Espécies de crescimento lento ou com madeira de alta densidade como *Peltogyne gracilipes*, *Licania kunthiana* e *Pouteria reticulada* apresentaram pouca variação no crescimento entre períodos secos e úmidos como sugerido por Rowland *et al.* (2014). *Guatteria schomburgkiana*, *Duguetia lucida* e *Ecclinusa guianensis*, espécies que se mostraram muito sensíveis à seca tiveram grande redução na taxa de crescimento no primeiro intervalo, outras espécies como *Drypetes variabilis*, *Alseis longifolia*, *Picramnia spruceana* e *Ocotea fasciculata* tiveram taxas de mortalidade e recrutamento desbalanceadas, o que indica problemas na manutenção dessas populações nas florestas em Maracá durante períodos secos. A maioria das espécies que apresentaram diminuição na taxa de crescimento ou aumento na taxa de

mortalidade no período seco são espécies de famílias tolerantes ao sombreamento e associadas a ambientes úmidos (Butt *et al.*, 2012). A espécie com maior taxa de rotatividade, *Guatteria schomburgkiana*, é uma pioneira (Amaral *et al.*, 2009), o que justifica sua alta taxa de crescimento e mortalidade e dinâmica acelerada.

A fenologia foliar de algumas espécies não afetadas pela seca indica quanto essas espécies são adaptadas à sazonalidade das chuvas. *Peltogyne gracilipes*, por exemplo, perde totalmente as folhas durante a estação seca, estratégia que reduz a evapotranspiração no período desfavorável. Além disso, espécies decíduas apresentam variações no mecanismo de condução de água as quais podem ser úteis durante períodos secos (Brodrribb *et al.*, 2002). Já *S. amara* parece ser bastante tolerante a seca, pois emite novas folhas entre janeiro e abril, quando a radiação solar é maior e a precipitação é baixa (O' Brien *et al.*, 2008), o que pode justificar o fato dessa espécie ter maior crescimento no período mais seco.

Todas as espécies comuns às três florestas tiveram menor DAP médio e maior taxa de crescimento na FRP. A disponibilidade de água no solo é um fator que afeta o crescimento das árvores (Chaturvedi *et al.*, 2011), porém, devido a proximidade das florestas estudadas, não é esperado variação no regime hidrológico entre as florestas em função da distribuição das chuvas que pudesse justificar o menor porte dessas espécies na FRP. Além disso, a floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* está correlacionada a cotas altimétricas mais baixas, possivelmente antigas redes de drenagens (Nascimento *et al.*, em preparação), portanto é possível que durante a estação seca essas florestas tenham menor variação na disponibilidade de água no solo que as demais florestas. Os fatores edáficos também podem limitar o crescimento das plantas, sobretudo o nitrogênio e o fosforo. No entanto, não há diferenças significativas quanto ao teor desses nutrientes entre as florestas, somente a alta concentração de magnésio no solo da FRP, poderia ser um fator limitante para o crescimento de algumas espécies nessa floresta (Nascimento *et al.*, 1997). Como as variações nas características ambientais entre as florestas não são muito significativas é possível que o menor diâmetro médio de *Attalea maripa*, *Ecclinusa guianensis*, *Himatanthus articulatus*, *Lecythis corrugata*, *Pradosia surinamensis* e *Simarouba amara* esteja associado à competição com *Peltogyne gracilipes*. A elevada

dominância de *Peltogyne gracilipes* no dossel da FRP pode reduzir a disponibilidade de luz e nutrientes, fatores importantes para o crescimento das plantas (Canham *et al.*, 2004; Wyckoff e Clark, 2005; Sterck *et al.*, 2011). A partir do momento em que a competição passa a limitar o crescimento, essas espécies investem mais na sobrevivência e na reprodução do que no próprio crescimento secundário.

5.4.5 Efeitos da seca sobre as florestas em Maracá

O déficit hídrico como o relatado para o intervalo 1991-2011, na Ilha de Maracá, pode afetar diretamente a produtividade primária das plantas (Nepstad *et al.*, 2002), resultando em modificações na composição, estrutura e na biogeografia das florestas (Meir *et al.*, 2008; Loarie *et al.*, 2009; Allen *et al.*, 2010). Muitos estudos mostraram a sensibilidade das florestas tropicais às secas provocadas pelas alterações na distribuição das chuvas (Leighton e Wirawan, 1986; Condit *et al.*, 1995, 1996a; Swaine, 1996; Condit, 1998; Nepstad *et al.*, 1999; Engelbrecht *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2009) ou ao aumento nas temperaturas (Clark *et al.*, 2003; Chidumayo, 2005).

A maior frequência e intensidade de eventos de El Niño no intervalo entre 1991-2003 pode ter sido a principal causa do aumento na taxa de mortalidade e redução do crescimento em DAP e do estoque de biomassa nas florestas em Maracá. Isso mostra claramente o efeito do aumento do déficit hídrico sobre a taxa de mortalidade, crescimento e acúmulo de biomassa aérea, conforme já demonstrado por Phillips *et al.* (2010) e Chaturvedi *et al.* (2011). No entanto, o efeito da seca sobre a mortalidade das árvores muitas vezes não é imediato e muito claro. Em muitos casos, a seca severa e prolongada pode afetar a sobrevivência das árvores mesmo alguns anos após o evento de seca (Phillips *et al.*, 2010). O déficit hídrico registrado durante os períodos secos resulta em pressão extremamente negativa dentro do xilema (Ackerley, 2004) e nem todas as espécies são capazes de suportá-la (Rood *et al.*, 2000; Lloret *et al.*, 2004). As espécies mais sensíveis estão sujeitas ao bloqueio do xilema por bolhas de ar (cavitação) ou embolismo (Sperry *et al.*, 1994). Tanto a cavitação quanto o embolismo resultam na redução do transporte de água, o qual diminui a condutância estomática (Domec *et al.*, 2004; Pratt *et al.*, 2005) e

consequentemente a capacidade fotossintética (Brodribb e Feild, 2000). Com isso, o crescimento e a sobrevivência das árvores são afetados negativamente (Jacobsen *et al.*, 2007) principalmente em indivíduos de grande porte (Mueller *et al.*, 2005).

Os mecanismos para diminuir a perda de água pela regulação da evapotranspiração e para evitar a cavitação envolvem, em um primeiro momento, o fechamento dos estômatos e a perda das folhas. Algumas espécies também alocam as reservas energéticas para o sistema radicular, para tentar aumentar a absorção da água (Valladares e Sanchez-Gomez, 2006). No entanto, esses três mecanismos reduzem direta ou indiretamente a capacidade fotossintética e, consequentemente, a assimilação de carbono (Chaves *et al.*, 2003; Manes *et al.*, 2006), colaborando para a redução na taxa de crescimento.

Além do efeito pós-seca, que pode afetar a sobrevivência e o crescimento das árvores por até dois anos (Phillips *et al.*, 2010), existem outros fatores que podem ter colaborado para manter a mortalidade das árvores ≥ 30 cm de DAP elevada na FRP, mesmo no intervalo mais favorável (2003-2011). Espécies que dominam o dossel tais como *Peltogyne gracilipes*, são conhecidas por alterar as condições ambientais como a luz no sub-dossel e características do solo, se auto beneficiando (Barbier *et al.*, 2008; Mejia-Dominguez *et al.*, 2011). Essas modificações, ocasionadas pelas espécies dominantes, podem limitar desde a germinação até o estabelecimento e o crescimento das outras espécies (Mejia-Dominguez *et al.*, 2011). Além disso, o caráter decíduo de *Peltogyne gracilipes* na estação seca pode intensificar as variações anuais no regime hidrológico do solo em função da sazonalidade climática, podendo ocasionar maior mortalidade de árvores que ainda estavam sofrendo as consequências das secas que ocorreram no primeiro intervalo. Como *Peltogyne gracilipes* se mostrou uma espécie resistente ao déficit hídrico acentuado no intervalo entre 1991-2003, espera-se que o aumento da frequência e da intensidade dos episódios de seca possam favorecer o seu desenvolvimento e que, em longo prazo, a FRP se expanda sobre as demais florestas em Maracá, considerando que os efeitos da seca não sejam intensificados a ponto de afetar negativamente *Peltogyne gracilipes*.

Com a redução da taxa de crescimento, do estoque de biomassa e aumento da mortalidade devido às secas, as florestas tropicais poderão passar de sumidouros a potenciais fontes de carbono (Lewis, 2006; Phillips *et al.*, 2009,

Gatti *et al.*, 2014). A emissão de carbono em períodos de seca ainda pode ser incrementada pelo aumento da incidência de incêndios (Balch *et al.*, 2014; Gatti *et al.*, 2014). Os efeitos da seca sobre o balanço de carbono nas florestas não são imediatos, a quantidade de carbono a ser emitida pela floresta, pela biomassa morta, pode levar décadas para ser totalmente liberada devido ao processo lento de decomposição. Embora as florestas amazônicas ainda mostrem a tendência de voltar a acumular carbono após os eventos de seca (Gatti *et al.*, 2014), o futuro, frente às mudanças climáticas, ainda é bastante imprevisível. Portanto, a conservação das florestas, sobretudo as estacionais como as de Maracá que tem se mostrado mais sensíveis à seca, pode ser importante para minimizar o desequilíbrio no ciclo do carbono nas florestas tropicais, provocado pelas mudanças climáticas.

5.5 CONCLUSÃO

O intervalo entre os dois primeiros inventários (1991-2003) foi marcado por fortes eventos de El-Niño principalmente entre os anos 1991-1993, 1998 e 2001 que alteraram o regime de chuvas em grande parte da Amazônia prolongando e intensificando os períodos de seca e resultando em um valor negativo de déficit hídrico máximo acumulado entre 1991 e 2003. No segundo intervalo foram identificados dois períodos com DHMA negativo os quais também estavam associados aos eventos de El-Niño ocorridos em 2007 e 2010.

As mudanças na composição de espécies que ocorreram no primeiro intervalo podem estar associadas aos eventos de seca extrema que ocorreram no intervalo 1991-2003, mas elas não causaram grandes alterações na riqueza de espécie e na estrutura das florestas analisadas.

A dinâmica das florestas analisadas foi muito semelhante, sem diferenças significativas entre as florestas. Entretanto, quando se considera o efeito da seca sobre a dinâmica das comunidades arbóreas e das populações, foi observado que no intervalo mais seco houve o aumento da taxa de mortalidade, perda de biomassa e redução da taxa do recrutamento e da taxa de crescimento.

As árvores com DAP \geq 30 cm cresceram mais em relação às árvores de menor diâmetro, no entanto, as árvores maiores também foram as mais sensíveis aos efeitos das secas que foram mais intensas entre 1991-2003.

Dentre as espécies que foram pouco afetadas pela seca se destaca *Peltogyne gracilipes*, a qual teve taxa de crescimento um pouco maior no intervalo marcado pelas secas, tanto na FRP quanto na FPP. Assim, espera-se que com o aumento da frequência e da intensificação das secas, a floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* se expanda gradualmente sobre as demais florestas em Maracá.

6 CAPÍTULO III

Estrutura filogenética da comunidade arbórea da floresta monodominante de *Peltogyne* e das florestas mistas na Ilha de Maracá.

RESUMO

Por meio da análise da estrutura filogenética das comunidades é possível identificar quais mecanismos ecológicos agem sobre a seleção das espécies em uma determinada comunidade. A estrutura filogenética varia entre a sobredispersa, quando o principal mecanismo ecológico sobre a seleção das espécies é a competição, a agrupada, normalmente associada à ação de um filtro ambiental que seleciona espécies com características funcionais similares, e a aleatória, em que a competição e os filtros ambientais agem igualmente sobre a seleção das espécies. Desse modo, a análise da estrutura filogenética pode auxiliar no entendimento de quais mecanismos agem sobre a evolução e a manutenção das florestas monodominantes e que clados são favorecidos ou não. O objetivo deste trabalho foi analisar a estrutura filogenética de três comunidades arbóreas na Ilha de Maracá que se diferem quanto à presença de *Peltogyne gracilipes*, são elas: Floresta Rica em *Peltogyne* (FRP), Floresta Pobre em *Peltogyne* (FPP) e Floresta Sem *Peltogyne* (FSP). As florestas foram comparadas em relação aos parâmetros filogenéticos (diversidade, variabilidade, riqueza e equabilidade filogenética) e a estrutura filogenética determinada a partir da distância filogenética média padronizada e da distância filogenética média do táxon mais próximo padronizada. Esses parâmetros foram correlacionados com a abundância de *P. gracilipes*. Também foram identificadas e caracterizadas as espécies suprimidas e favorecidas na FRP. A FRP apresentou menor diversidade, variabilidade, riqueza e equabilidade filogenética em comparação com as demais florestas. As florestas analisadas também diferiram quanto à estrutura filogenética. A FRP foi caracterizada pela estrutura filogenética agrupada, provavelmente induzida pela ação de filtros ambientais (solos com alta concentração de magnésio e mal drenados). A FPP e FSP tiveram estrutura filogenética aleatória e sobredispersa, respectivamente. As correlações significativas entre a abundância de *P. gracilipes* e os parâmetros filogenéticos avaliados deixou claro o efeito da abundância de *P. gracilipes* sobre a diferenciação das florestas quanto à estrutura filogenética. A caracterização das espécies suprimidas e favorecidas na FRP mostrou que nessa floresta há o favorecimento de espécies de menor altura potencial, provavelmente devido à competição de copa com *P. gracilipes*. A monodominância de *Peltogyne gracilipes* parece ser favorecida pela

ação de filtros ambientais que reduzem o número de espécies aptas a se estabelecerem na FRP e pela competição no dossel que exclui grande parte das espécies emergentes.

Palavras-chave: Estrutura filogenética, competição, filtros ambientais e monodominância.

6.1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais representam o bioma mais diverso em relação à riqueza de espécies e à composição filogenética arbórea (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2012). Embora isso seja válido para a maioria das florestas tropicais, existem exceções onde extensas áreas de vegetação arbórea possuem baixa diversidade e são dominadas por uma única espécie, as quais são conhecidas como floresta monodominante (Hart *et al.*, 1989). A monodominância por *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae) na Ilha de Maracá (Roraima), descrita por Furley e Rater (1994), é um dos raros casos de floresta monodominante na região Amazônica. Os principais fatores que podem estar associados à monodominância de *Peltogyne gracilipes* são algumas características edáficas (Norttclif e Robson, 1998; Nascimento *et al.*, 1997), a decomposição da serapilheira, a ciclagem do magnésio (Villela *et al.*, 1999; Villela e Proctor, 2002), a baixa predação de sementes (Nascimento e Proctor, 1996) e a baixa herbivoria de *Peltogyne gracilipes* (Nascimento e Proctor, 2001). A ação de todos esses fatores sobre a monodominância de *Peltogyne gracilipes* em Maracá se resume a dois mecanismos ecológicos: filtros ambientais e competição interespecífica.

Por meio da análise da estrutura filogenética das comunidades é possível identificar qual desses mecanismos está mais associado à coexistência das espécies (Webb *et al.*, 2002; 2006; Cavender-Bares e Wilczek, 2003; Silvertown *et al.*, 2006; Gonzalez *et al.*, 2010). Dentro dos conceitos da filogenia, as espécies são assumidas como entidades distintas, mas com características funcionais e ecológicas similares, herdadas de um ancestral comum (Felsenstein, 1985; Harvey e Pagel, 1991). Muitas características tendem a ser conservadas ao longo das linhagens (Blomberg *et al.*, 2003) e a similaridade entre as espécies pode ser maior ou menor, dependendo do processo evolutivo e do tempo de divergência entre elas. Portanto, espécies filogeneticamente próximas tendem a ter maior similaridade ecológica e funcional e sobreposição do nicho ecológico, que as espécies pouco relacionadas filogeneticamente (Webb, 2000; Cavender-Bares *et al.*, 2004; Webb *et al.*, 2006).

A análise da estrutura filogenética das comunidades está fundamentada na medida de diversidade filogenética proposta por Faith (1992), a qual é baseada na soma dos comprimentos dos braços da árvore filogenética de uma comunidade. A diversidade filogenética representa o acúmulo de adaptações evolutivas em um grupo de espécies (Forest *et al.*, 2007). Em alguns casos a diversidade filogenética está fortemente relacionada à riqueza de espécies (Rodrigues e Gaston, 2002) em outros, esses parâmetros diferem muito (Forest *et al.*, 2007; Devictor *et al.*, 2010). Perturbações ambientais como fogo, desmatamento e fragmentação (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2012), bem como a ação de filtros ambientais (Qian *et al.*, 2014) podem reduzir a diversidade filogenética. Já ambientes mais estáveis (Cavender-Bares *et al.*, 2009) e processos como a facilitação (Verdú e Valiente-Banuet, 2010) favorecem a coexistência de grupos filogeneticamente distintos na mesma comunidade, ocasionando o aumento da diversidade filogenética.

De acordo com Webb (2002), estrutura filogenética da comunidade pode assumir três formas básicas: (i) Agrupada, normalmente associada a um filtro ambiental que seleciona espécies com características funcionais similares e tolerantes a uma condição ambiental limitante (Harvey e Pagel, 1991; Tofts e Silvertown, 2000; Webb *et al.*, 2002; Silvertown *et al.*, 2006; Webb *et al.*, 2006, Hardy *et al.*, 2012). Entretanto, a competição, quando associada aos caracteres evolutivamente conservados; também pode resultar no agrupamento filogenético (Mayfield *et al.*, 2010). (ii) Aleatória, composta por espécies mais ou menos próximas filogeneticamente (Webb, 2000), que sugere a ação de processos neutros durante a organização da comunidade (Kembel e Hubbell, 2006; Swenson *et al.*, 2006). (iii) Sobredispersa, condicionada principalmente pela competição interespecífica, que leva a exclusão de espécies filogeneticamente próximas com características ecológicas e funcionais semelhantes (Svenning *et al.*, 2008).

Outros processos, como a ação de predadores, patógenos e herbívoros (Webb *et al.*, 2006) e a ausência do isolamento reprodutivo entre duas espécies filogeneticamente próximas e ecologicamente semelhante também podem, a longo prazo, levar a comunidade ao padrão sobredisperso (Cavender-bares *et al.*, 2009). A estrutura filogenética da comunidade também pode variar de acordo com a abundância das espécies (Cavender-Bares *et al.*, 2006). Independente do

mecanismo que define a coexistência das espécies, as espécies raras tendem a ser filogeneticamente distantes das espécies mais abundantes. Além da análise da estrutura filogenética das comunidades, também é importante a caracterização das espécies, uma vez que algumas características funcionais são indicadoras da estratégia de competição ou de adaptação aos filtros ambientais (Reich *et al.*, 1997; Weiher e Keddy, 1999; Westoby *et al.*, 2002).

Apesar da importância do conhecimento da estrutura filogenética de uma comunidade e da caracterização de atributos funcionais para o entendimento dos mecanismos que determinam a coexistência e a interação entre as espécies, essa técnica ainda não foi aplicada às florestas monodominantes. Assim, o objetivo neste capítulo foi analisar a estrutura filogenética de três comunidades arbóreas na Ilha de Maracá (FRP, FPP e FSP), que diferem quanto à presença de *Peltogyne gracilipes*, e verificar qual mecanismo ecológico está associado à coexistência das espécies em cada uma delas. As questões abordadas foram (i) A elevada dominância de *Peltogyne gracilipes* causa diferenciação na estrutura filogenética da comunidade arbórea da floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes*? (ii) Quais são as espécies e famílias mais favorecidas e suprimidas na floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes*? (iii) O grupo das principais espécies favorecidas e suprimidas na floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* possui características funcionais distintas? (iv) Quais mecanismos ecológicos estão associados à estrutura filogenética das florestas estudadas? As hipóteses testadas foram: i) A alta dominância de *Peltogyne gracilipes* na FRP reduz a riqueza de espécies e a diversidade filogenética, aumentando a possibilidade da estrutura filogenética agrupada, ao contrário do esperado para a maioria das florestas maduras tropicais. ii) Devido à ação de filtros ambientais, espera-se que na FRP as espécies filogeneticamente próximas a *Peltogyne gracilipes* sejam favorecidas, enquanto as mais distantes sejam suprimidas. iii) As espécies favorecidas na FRP compartilham características que beneficia a tolerância aos filtros ambientais e a monodominância de *Peltogyne gracilipes*. iv) Na floresta monodominante (FRP) é esperada uma estrutura filogenética agrupada, condicionada pela ação de filtros ambientais, já nas demais florestas espera-se encontrar estrutura filogenética sobredispersa, moldada por mecanismos de interações entre as espécies como a competição.

6.2 MATERIAL E MÉTODOS

6.2.1 Área de estudo

Localização: (item 3.1)

Histórico de ocupação: (item 3.2)

Clima: (item 3.3)

Geomorfologia e solos: (item 3.4)

Vegetação: (item 3.5)

6.2.2 Coleta dos dados

O banco de dados utilizado foi composto por dados coletados pelo Projeto Maracá (Milliken e Ratter, 1989), Nascimento *et al.* (1994) e Thompson *et al.* (1992) que analisaram diversos aspectos ecológicos das florestas na Ilha de Maracá.

- Projeto Maracá (Milliken e Ratter, 1989): Realizou inventários ecológicos quantitativos, principalmente nas áreas com cobertura florestal em toda a Ilha de Maracá, entre os anos 1987 e 1988. A vegetação foi amostrada pelo método do ponto quadrante em transectos, descrito por Mueller-Dombois e Elleberg (1974) distribuídos ao longo de transectos aleatórios.

- Nascimento *et al.* (1994): Analisaram a estrutura e a composição de três tipologias florestais na Ilha de Maracá. A amostragem foi concentrada na ponta leste da Ilha de Maracá, onde foram alocadas nove parcelas permanentes de 50 m x 50 m. Também foram amostradas outras duas parcelas em pequenas ilhas vizinhas à Ilha de Maracá, localizadas no rio Uraricoera.

- Thompson *et al.* (1992): Também analisaram a estrutura e composição da Floresta Ombrófila Densa em Maracá, a amostragem foi composta de seis parcelas permanentes de 50 m x 50 m, distribuídas sistematicamente aos arredores da Casa Maracá.

Em todos os estudos foi utilizado o critério de inclusão de indivíduos ≥ 10 cm de diâmetro a altura do peito (DAP). Todos os indivíduos amostrados tiveram o DAP

mensurado e foram identificados por especialistas até o menor nível botânico possível. Do levantamento realizado pelo Projeto Maracá, foram excluídas amostras que contemplaram áreas de cerrado, afloramento rochosos, campinas e buritizais. A classificação de cada unidade amostral foi baseada em Nascimento *et al.* (1997), que utilizaram a dominância de *Peltogyne gracilipes* como critério para a classificação das amostras em 3 categorias: FRP (Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes*), onde *Peltogyne gracilipes* é a espécie dominante ($\geq 50\%$ da área basal), FPP (Floresta Pobre em *P. gracilipes*), onde há ocorrência de *Peltogyne gracilipes* mas em menor abundância, e FSP (Floresta Sem *Peltogyne gracilipes*), onde essa espécie não ocorre. No total foram utilizadas 31 amostras (FSP = 13, FPP = 9 e FRP = 9). Após a organização do banco de dados, foi realizada a atualização da identificação botânica seguindo o APG III (Angiosperm Phylogeny Group, 2009).

Para amenizar a diferença entre os métodos de amostragem utilizados nos inventários e tornar as amostras comparáveis, foi feita uma reamostragem por meio da rarefação sem a reposição de indivíduos e com 100 permutações, adotando o menor número de indivíduos encontrado em uma unidade amostral como o número de indivíduos fixo na reamostragem por rarefação. Esse procedimento consiste na seleção aleatória dos indivíduos, reduzindo o impacto da variação do tamanho das amostras sobre a riqueza e abundância das espécies (Gotelli e Colwell, 2001). O esforço amostral foi verificado por meio da curva de acumulação de espécies (Rarefação baseada nas Unidades Amostrais) para cada sub-amostra (Gotelli e Colwell, 2001), utilizando 999 permutações para gerar o desvio padrão. Os procedimentos da reamostragem por rarefação e da curva de rarefação do esforço amostral foram executados no software R, utilizando o pacote Vegan.

6.2.3 Análise filogenética da comunidade

Para a análise da estrutura filogenética da comunidade foi necessária a elaboração de duas matrizes, primeiro uma lista utilizada na construção da árvore filogenética com todas as espécies e as respectivas famílias e gêneros, seguindo a classificação do APG III (2009), em formato compatível para ser utilizada no software Phylocom 4.1 (Webb *et al.*, 2008). Repetiu-se o gênero para os táxons em que não

havia a identificação em nível de espécie. A segunda foi uma matriz de abundância, contendo o número de indivíduos de cada espécie por unidade amostral, utilizada no software R, junto com o arquivo final gerado pelo Phylocom 4.1, para a análise da estrutura filogenética das comunidades.

6.2.4 Construção da árvore filogenética da comunidade

Para a construção da árvore filogenética geralmente são utilizados dados de genética molecular (Davies *et al.*, 2004), no entanto, a nível de comunidade, quando esses dados não estão disponíveis, pode-se construir a árvore filogenética baseada em informações filogenéticas contidas na função Phylomatic do software Phylocom 4.1 (Webb *et al.*, 2008). O Phylomatic utiliza a lista das espécies e a super árvore (supertree - R20091110) para angiospermas (<http://www.phylodiversity.net>) a qual é baseada na classificação filogenética mais recente proposta pela APG III (2009). Também foi utilizada a função cleanphy do phylomatic para excluir nós internos vazios. Os cálculos da distância filogenética (em milhões de anos) entre os táxons são baseados na idade estimada dos clados pelo trabalho de Wikiström *et al.* (2001). Quando não há informação para um clado, sua idade é estimada de maneira a minimizar a variação entre as divisões (nós) pela função BLADJ (Branch Length Adjuster). O arquivo gerado pelo phylomatic, já com a calibração da distância filogenética entre os táxons, foi carregado no software Figtree 4.0, que permite a visualização do arquivo no formato clássico de uma árvore filogenética. Assim foi possível uma análise visual, permitindo a identificação de possíveis erros.

6.2.5 Estrutura filogenética da comunidade

Para analisar a estrutura filogenética das comunidades foram utilizadas como parâmetro a abundância e a área basal das espécies e calculados os parâmetros filogenéticos citados abaixo.

Diversidade filogenética (DF): é uma medida de diversidade da comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies (Magurran, 2004), proposto por Faith (1992). A DF é calculada a partir da soma do comprimento de todos os ramos presentes na árvore filogenética, incluindo todas as espécies. Como proposto por Cadotte *et al.* (2008), não foi incluído o nó da raiz no cálculo da DF.

Variabilidade filogenética (VF): quantifica como a proximidade filogenética diminui a variação de uma característica hipotética compartilhada por todas as espécies da comunidade. A VF está diretamente relacionada com a distância filogenética e varia de 0 a 1 (Kembel, 2013), valores próximos a 0 indicam alta proximidade filogenética entre as espécies e valores próximos a 1 indicam a variabilidade filogenética máxima entre as espécies (Helmus *et al.*, 2007).

Riqueza Filogenética (RF): é o número de espécies em uma comunidade multiplicada pela variância filogenética (Helmus *et al.*, 2007), sendo o valor máximo o número total de espécies na amostra. Este valor diminui à medida que a proximidade filogenética aumenta (Kembel, 2013).

Equabilidade filogenética (EF): é um índice proposto por Helmus (2007) e basicamente é a variabilidade filogenética das espécies acrescida da abundância das espécies. Assim como no índice tradicional de equabilidade, o EF varia de 0 a 1, quanto mais próximo de 1 menor é a proximidade filogenética dos táxons e mais homogênea é a densidade de indivíduos entre as espécies (Helmus, 2007).

Distância média par-a-par (DMP): é calculado a partir da distância filogenética (comprimento dos braços) média entre todas as combinações de pares de indivíduos de uma comunidade, incluindo combinação de mesma espécie, sendo então um indicativo da proximidade filogenética entre um par de espécies ou de indivíduos (Webb, 2000).

Distância média do táxon mais próximo (DMTP): é a distância filogenética média do parente mais próximo de todos os indivíduos, não incluindo a distância entre dois indivíduos de mesma espécie (Webb, 2000)

Distância filogenética média (par-a-par) padronizada (DMP_p): corresponde ao DMP padronizada pelo desvio padrão (D.P). Valores de DMP_p positivos indicam que a comunidade tem estrutura filogenética sobredispersa, com espécies filogeneticamente mais distantes em comparação a comunidades com DMP_p negativo que indica estrutura filogenética agrupada com espécies próximas filogeneticamente e valor próximo a zero indica estrutura filogenética aleatória.

Distância filogenética média do táxon mais próximo padronizada (DMTP_p): corresponde ao DMTP padronizado pelo desvio padrão. Esse índice quantifica a extensão do agrupamento filogenético terminal em uma comunidade, valores positivos indicam estrutura filogenética agrupada e negativa indica estrutura filogenética aleatória. O DMTP_p é um parâmetro robusto para a comparação de divergências entre a estrutura filogenéticas de comunidades (Webb, 2002).

Para calcular o DMP_p ($DMP_p = \left(\frac{DMP \text{ observado} - DMP \text{ esperado}}{D.P. DMP \text{ esperado}} \right)$) e o DMTP_p próximos ($DMTP_p = \left(\frac{DMTP_p \text{ observado} - DMTP_p \text{ esperado}}{D.P. DMTP_p \text{ esperado}} \right)$), foi preciso calcular os valores esperados para a distância par-a-par e a distância média do táxon mais próximo, utilizando um modelo nulo. O modelo nulo consiste na aleatorização dos dados da comunidade assumindo que todas as espécies são igualmente capazes de colonizar qualquer parte da área em estudo (Gotelli e Graves, 1996), retirando o efeito da identidade das espécies sobre a composição e das relações filogenéticas entre as espécies (Vamosi *et al.*, 2009). Para isso, como recomendado por Hardy (2008), foi verificado se havia sinal filogenético significativo para a abundância por meio da estatística K. Como o sinal filogenético não foi significativo pôde-se adotar o modelo nulo. Para o cálculo desses índices, foi adotado o modelo nulo “taxa shuffle labels” que utiliza a aleatorização da distancia filogenética entre os táxons e também foi considerada a abundância das espécies.

Todos os parâmetros filogenéticos foram calculados por meio do software R, utilizando os pacotes Ape, Picante e Phytools para estimar o DMP_p e $DMTP_p$ foram utilizadas 999 permutações. As métricas filogenéticas (DF, VF, RF, EF, DMP, DMTP, DMP_p e $DMTP_p$) das florestas estudadas foram comparadas por análises de variância (ANOVA com um fator), aplicando o pós-teste de Tukey quando necessário ao nível de significância de 5%.

6.2.6 Efeito da elevada dominância de *Peltogyne gracilipes* na diversidade e estrutura filogenética da FRP

A relação entre a elevada dominância por *Peltogyne gracilipes* e a estrutura filogenética das comunidades foi verificada por meio de regressão linear entre os parâmetros filogenéticos (DF, VF, RF, EF, DMP, DMTP, DMP_p e $DMTP_p$) e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes*. Para verificar se outras espécies abundantes também podem afetar a estrutura filogenética das florestas analisadas, o mesmo foi repetido para *Ecclinusa guianensis*, *Pradosia surinamiensis*, *Licania kunthiana*, *Lecythis corrugata* e *Tetragastris panamensis*.

6.2.7 Índice de supressão na FRP

A FRP é caracterizada por elevada dominância de *Peltogyne gracilipes* e uma menor riqueza de espécies em relação a FSP, assim é esperado que algumas espécies ou grupos de espécies sejam suprimidas na FRP, do mesmo modo, algumas espécies podem também se favorecer das características bióticas e abióticas da FRP. A elevada dominância de *Peltogyne gracilipes* na FRP pode ser resultado de uma série de mecanismos ecológicos, então o termo supressão não significa necessariamente competição entre *Peltogyne gracilipes* e as espécies suprimidas, uma vez que a baixa riqueza de espécies e a dominância *Peltogyne gracilipes* podem ser consequência de um filtro ambiental. Para verificar se houve espécies suprimidas ou favorecidas na FRP, foi utilizado um índice de supressão na FRP. Este índice foi calculado pela diferença da média harmônica da densidade de cada espécie entre a FSP e FRP. A média harmônica é indicada para minimizar a

elevada variação na densidade das espécies entre amostras do mesmo tipo florestal (Svenning *et al.*, 2013). A diferença entre as médias das espécies na FSP e FRP foi logaritimizada, mas para isso foi preciso somar um valor constante (diferença entre o maior e o menor valor de supressão) ao índice de supressão de cada espécie para corrigir os valores negativos. Quanto maior o valor do índice de supressão, mais suprimida é essa espécie na FRP. O mesmo procedimento também foi utilizado para verificar a supressão de *Peltogyne gracilipes* sobre as famílias taxonômicas.

6.2.8 Caracterização das espécies

Foram selecionadas 40 espécies (20 com os maiores e 20 com os menores índices de supressão por *Peltogyne gracilipes*), representando o grupo das espécies suprimidas e favorecidas na FRP. Como o índice de supressão foi calculado na relação da densidade das espécies entre as FRP e FSP, as espécies suprimidas na FRP são, conseqüentemente, as espécies favorecidas na FSP. Essas espécies foram caracterizadas quanto a altura potencial, estrato do dossel, densidade da madeira, síndrome de dispersão e a distribuição nos biomas brasileiros (senso IBGE). A caracterização da altura potencial e a ocorrência nos biomas brasileiros foi baseada no banco de dados Tree Atlas 2.0 (Oliveira-Filho, 2010, <http://www.icb.ufmg.br/treetlan/>). A estratificação vertical das espécies no dossel da floresta foi feita em três categorias, seguindo os critérios de Frankie *et al.* (1974): espécies emergentes (Em) ≥ 30 m, espécies do dossel (Dos), entre 15 e 30m, e do sub-dossel (Sub), as espécies com altura potencial ≤ 10 m, utilizando a altura potencial de cada espécie. Em relação a síndrome de dispersão, as espécies foram classificadas em dispersão bióticas (zoocoria) e abiótica (autocoria e anemocoria). Grande parte dos dados de síndrome de dispersão foi obtida no banco de dados do Royal Botanic Gardens Kew “Seed Information Database (SID)” Version 7.1 (2008), disponível no site <http://data.kew.org/sid/>, mas algumas espécies tiveram a síndrome de dispersão caracterizada de acordo com a literatura ou em observações de campo. Os valores da densidade da madeira foram obtidos a partir do banco de dados Global Wood Density Database, baseado em Chave *et al.* (2009) e no projeto

RADAM Brasil (1975). Espécies com densidade $\leq 0,65 \text{ g.cm}^{-3}$ foram consideradas de madeira leve e densidades $\geq 0,66 \text{ g.cm}^{-3}$ madeira pesada.

6.3 RESULTADOS

6.3.1 Esforço amostral

O resultado da curva de rarefação, baseada na acumulação de espécies por amostras, indicou que o esforço amostral foi adequado para captar a variabilidade florística local, visto que a curva tendeu a se estabilizar e o desvio padrão da média começou a diminuir a partir de 25 parcelas (Figura 6.2).

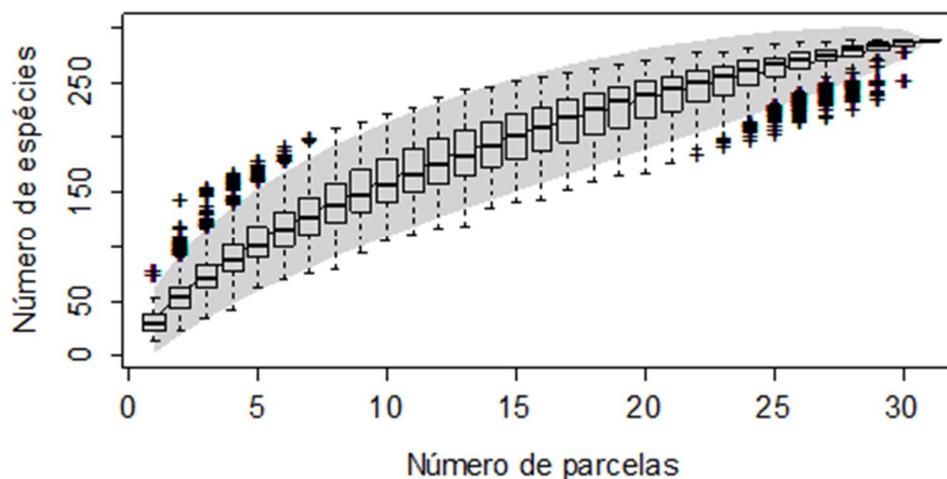


Figura 6.1 Curva de rarefação baseada na amostragem da vegetação realizada entre (1987 e 1992), expressas como o acúmulo no número médio de espécies arbóreas por número de parcelas (\pm desvio padrão da média, calculado a partir das permutações).

6.3.2 Composição florística

No total foram amostrados 3.972 indivíduos, distribuídos em 54 famílias, 160 gêneros e 288 espécies. A FSP apresentou maior riqueza de famílias (46), gêneros (131) e espécies (213). As florestas FRP e FPP apresentaram riqueza total de

famílias, gêneros e espécies semelhantes (40 famílias, 92 gêneros e 116 espécies na FRP e 40 famílias, 94 gêneros e 117 espécies na FPP). A abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* foi maior na FRP (ANOVA - $F = 16.23$, $P < 0.0001$; TukeyHSD FRP x FPP - $P = 0.0011$; FRP x FSP - $P < 0.00001$) (Figura 6.2). A riqueza de espécies média foi menor na FRP, a qual diferiu somente da FSP (ANOVA - $F = 8.23$, $P < 0.0015$; TukeyHSD FRP x FSP - $P = 0.0011$) (Figura 6.3A) e está correlacionada com a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* ($R^2 = 0.45$ e $P < 0,0001$) (Figura 6.4B).

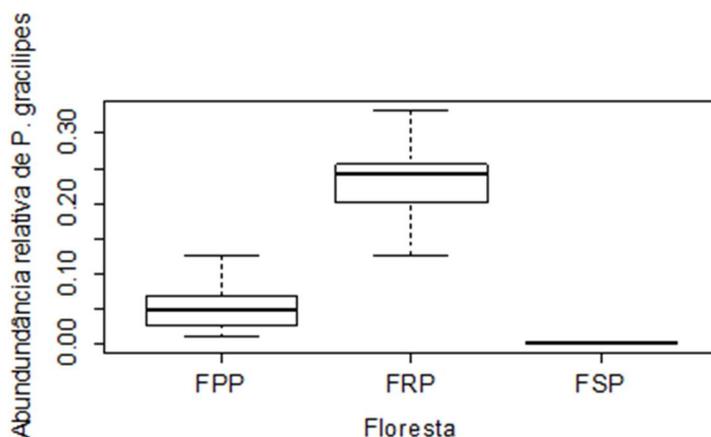


Figura 6.2 Boxplot mostrando a variação na abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* entre as Floresta sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP), na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

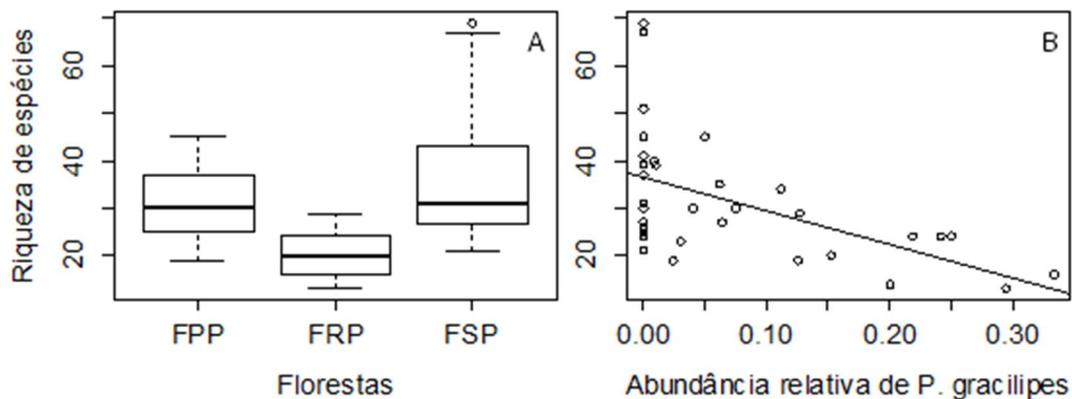


Figura 6.3 (A) Boxplot da variação na riqueza de espécies arbóreas entre as Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B): Relação entre a riqueza de espécies e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

6.3.3 Estrutura filogenética

A diversidade filogenética (DF) variou de 1083 a 3806. A FRP obteve menor média de DF (1591.85 ± 391.15) e diferiu das demais florestas (ANOVA - $F = 14.83$ $p < 0.00001$; TukeyHSD FRP x FSP - $P = 0.0001$; FRP x FPP - $P = 0.0134$) (Figura 6.4A). A diversidade filogenética está fortemente correlacionada à abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* ($R^2 = 0.49$; $F = 13.85$ $P < 0.0001$) (Figura 6.4B) e a riqueza de espécies ($R^2 = 0.94$, $F = 457.7$, $P < 0.0001$) (Figura 6.5).

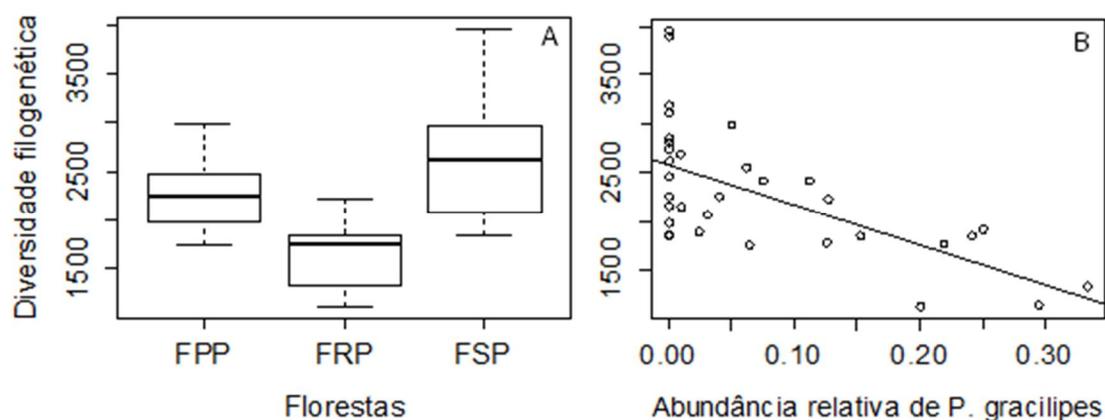


Figura 6.4 (A) Boxplot da variação na diversidade filogenética de espécies arbóreas entre as Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B). Regressão linear entre a diversidade filogenética e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

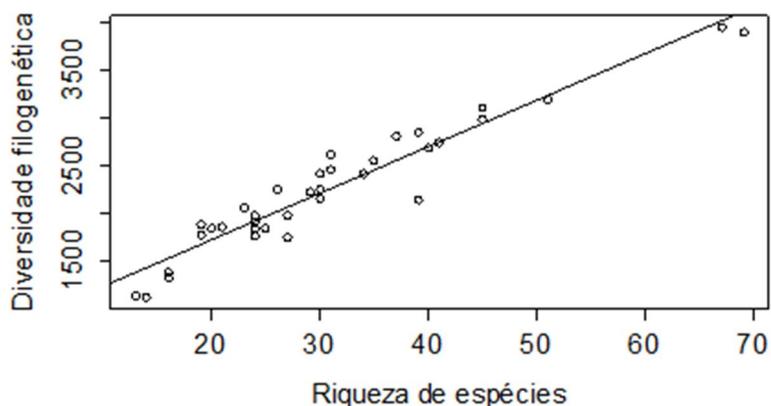


Figura 6.5 Regressão linear entre diversidade filogenética e riqueza de espécies das comunidades arbóreas da Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

A variabilidade filogenética (VF) variou de 0.70 a 0.84, sendo a menor média correspondente a FRP, a qual foi significativamente diferente das demais florestas (ANOVA - $F = 22.74$, $P < 0.0001$; TukeyHSD FRP x FSP - $P < 0.0001$ e FRP x FPP - $P = 0.0008$) (Figura 6.6A). Também houve correlação inversa significativa entre a VF e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* ($R^2 = 0.63$, $F = 50.88$ e $P = < 0.00001$) (Figura 6.6B).

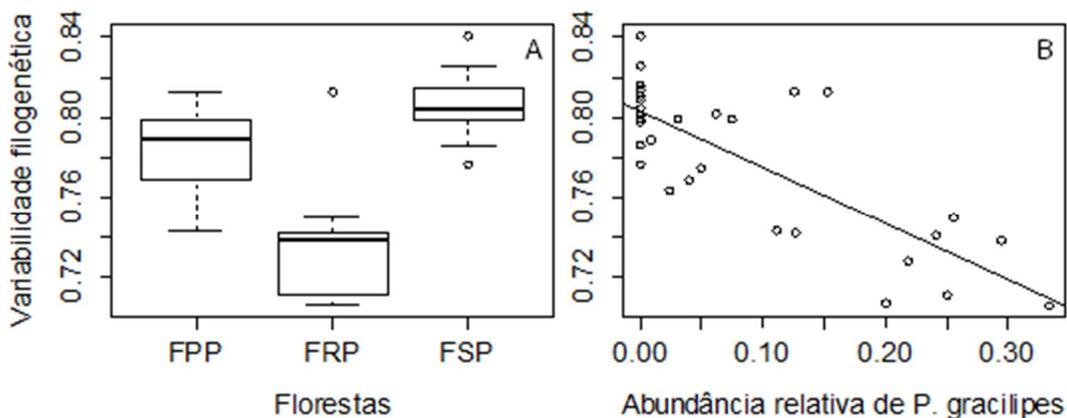


Figura 6.6 (A) Boxplot da variabilidade filogenética de espécies arbóreas entre as Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B) Regressão linear entre a variabilidade filogenética e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

A Riqueza Filogenética (RF) variou de 9.52 a 55.5, sendo a menor média relatada para a FRP (18.89 ± 6.89) (Figura 6.7 A), a qual diferiu das demais florestas (ANOVA - $F = 10.46$ $P < 0.0004$; TukeyHSD FRP x FSP - $P < 0.0001$, FRP x FPP - P

= 0.04). Também houve correlação significativa entre a RF e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* ($R^2 = 0.43$; $F = 21.97$; $p < 0.0001$) (Figura 6.7B).

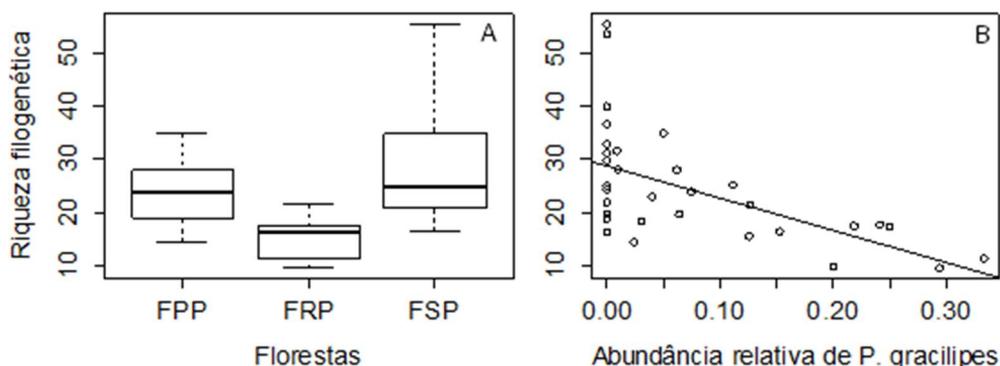


Figura 6.7 (A) Boxplot da riqueza filogenética de espécies arbóreas das Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B) Regressão linear entre a riqueza filogenética e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

A equabilidade Filogenética das espécies (EF) variou de 0.54 a 0.82 (FSP), sendo o menor valor de EFE encontrado na FRP (0.64 ± 0.06) (Figura 6.8A), diferente das demais florestas (ANOVA - $F = 16.32$, $P < 0.0001$; TukeyHSD FRP x FSP - $P < 0.0001$; FRP x FPP - $P = 0.0007$). A correlação entre EF e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* foi significativa ($R^2 = 0.53$, $F = 33.67$; $P < 0.00001$) (Figura 6.8B).

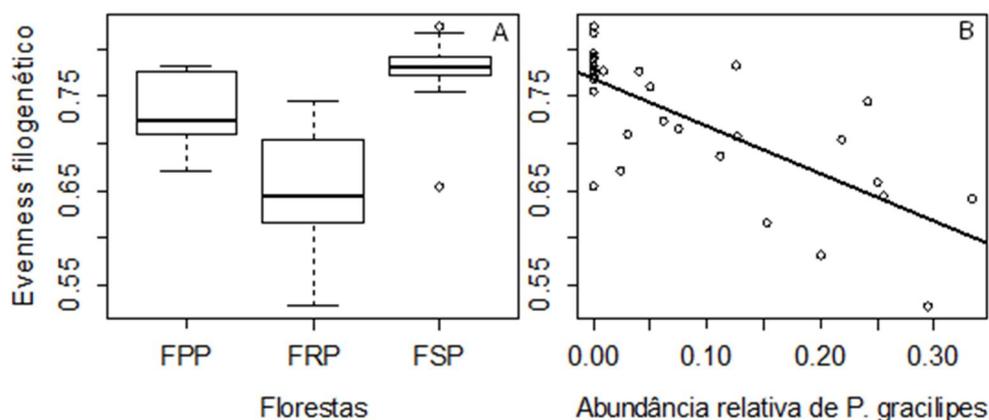


Figura 6.8(A) Média do índice de equabilidade filogenética das espécies arbóreas (\pm desvio padrão da média) na Floresta sem *Peltogyne gracilipes* (FSP), Floresta Pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP) e Florestas Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP). (B) Relação entre índice equabilidade filogenética e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima.

A FRP obteve a menor distância média filogenética par-a-par (DMP) (198.52 ± 21.52) (Figura 6.9A) e diferiu das demais florestas (ANOVA - $F = 8.10$ $p = 0.0001$; TukeyHSD FRP x FSP - $P < 0.0001$; FRP x FPP - $P = 0.0005$). O mesmo também foi observado para distância filogenética média (par-a-par) padronizada (DMP_p) em que a média da FRP foi a menor (-0.58 ± 0.46) (Figura 6.10A) e significativamente diferente das outras florestas (ANOVA - $F = 8.10$, $P = 0.0014$; TukeyHSD FRP x FWP - $P < 0.0001$; FRP x FPP - $P = 0.0004$). Tanto a DMP quanto DMP_p tiveram correlação negativa significativa com a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* ($DMP \times AbR$ *Peltogyne gracilipes* - $R^2 = 0.57$; $F = 18.88$; $P < 0.00001$ e $DMP_p \times AbR$ *Peltogyne gracilipes* - $R^2 = 0.48$; $F = 13.22$; $P < 0.0012$) (Figura 6.9B e 6.10B). O índice de parentesco filogenético negativo encontrado para a FRP indica que nessa floresta a proximidade filogenética entre as espécies é maior do que esperado, ao contrário das demais florestas que obtiveram em média Índices de parentesco positivos. Baseado nos valores do Índice de parentesco encontrado para cada floresta pode-se supor que estrutura filogenética variou da sobredispersa na FSP a agrupada na FRP, sendo que a estrutura agrupada se torna mais proeminente à medida que se aumenta a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* (Figura 6.10B).

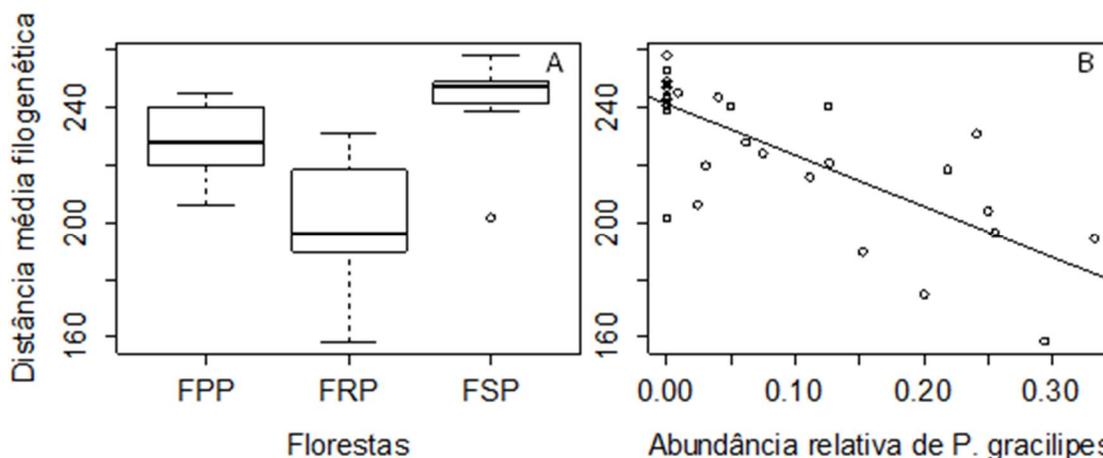


Figura 6.9 (A) Boxplot da distância média filogenética das espécies arbóreas (par-a-par) das Florestas pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP), Floresta rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP) e Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP). (B) Regressão linear entre a distância média filogenética (par-a-par) e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

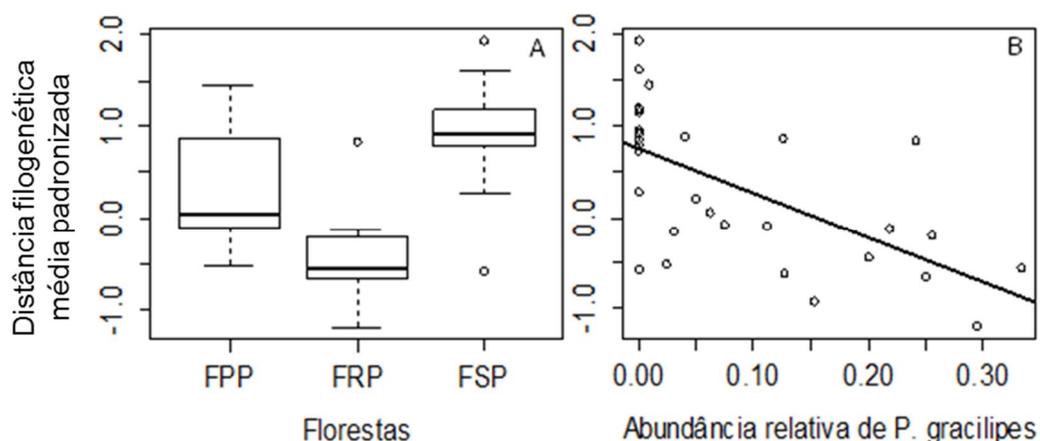


Figura 6.10 (A). Boxplot da distância filogenética média (par-a-par) padronizada pelo desvio padrão, das espécies arbóreas nas Florestas pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP), Floresta rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP) e Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP). (B) Regressão linear entre a distância filogenética média (par-a-par) padronizada e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

Não foram encontradas diferenças entre as florestas em relação a distância filogenética média do táxon mais próximo padronizada (DMTP_p) (ANOVA - $F = 3.10$, $P = 0.064$) (Figura 6.11A), também não houve correlação significativa entre esse parâmetro e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* ($R^2 = 0.11$, $F = 3.87$, $P = 0.068$) (Figura 6.11B). Porém, a FRP foi a única floresta a obter valor médio negativo para o índice de táxon mais próximo, o que define a estrutura filogenética dessa floresta como agrupada, indicando novamente que nessa floresta as espécies são mais filogeneticamente próximas.

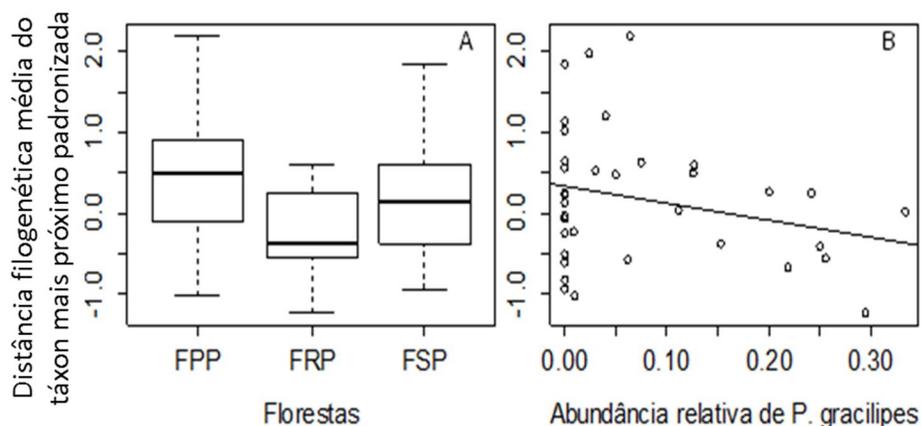


Figura 6.11 (A) Boxplot da distância filogenética média do táxon mais próximo padronizada pelo desvio padrão para as espécies arbóreas nas Florestas pobre em *Peltogyne gracilipes* (FPP), Floresta rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP) e Florestas sem *Peltogyne gracilipes* (FSP). (B) Regressão linear entre a distância filogenética média do táxon mais próximo padronizada pelo desvio padrão e abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

Não houve correlação significativa entre os parâmetros filogenéticos (diversidade filogenética, a equabilidade filogenética e riqueza filogenética) e a abundância relativa de *E. guianensis*, *P. surinamensis*, *L. kunthiana*, *L. corrugata* e *T. panamensis* (Figura 6.12). Isso mostra que diferente do resultado encontrado para *Peltogyne gracilipes*, outras espécies com abundância relativa semelhante ou maior, não são capazes de afetar a estrutura filogenética das florestas.

6.3.4 Índice de supressão por *Peltogyne gracilipes*

As espécies suprimidas ou favorecidas na FRP foram distribuídas aleatoriamente ao longo de toda árvore filogenética (Anexo 2). Entre as espécies favorecidas se destacam *Pradosia surinamensis*, *Alseis longifolia*, *Picramimnia spruceana*, *Chomelia tenuiflora* e *Casearia ulmifolia* (Tabela 6.1) e entre as espécies suprimidas *Ouratea castaneifolia*, *Amaioua corymbosa*, *Sloanea garckeana*, *Pouteria venosa* e *Lueheopsis duckeana* (Tabela 6.2). Em nível de família foi possível observar pequenos grupos como espécies mais favorecidas na FRP (Leguminosae, Rubiaceae, Malvaceae, Bignoniaceae, Myrtaceae) e outros grupos com espécies suprimidas (Lecythidaceae, Euphorbiaceae, Anarcadiaceae, Sapotaceae, Lauraceae e Annonaceae) (Figura 6.13).

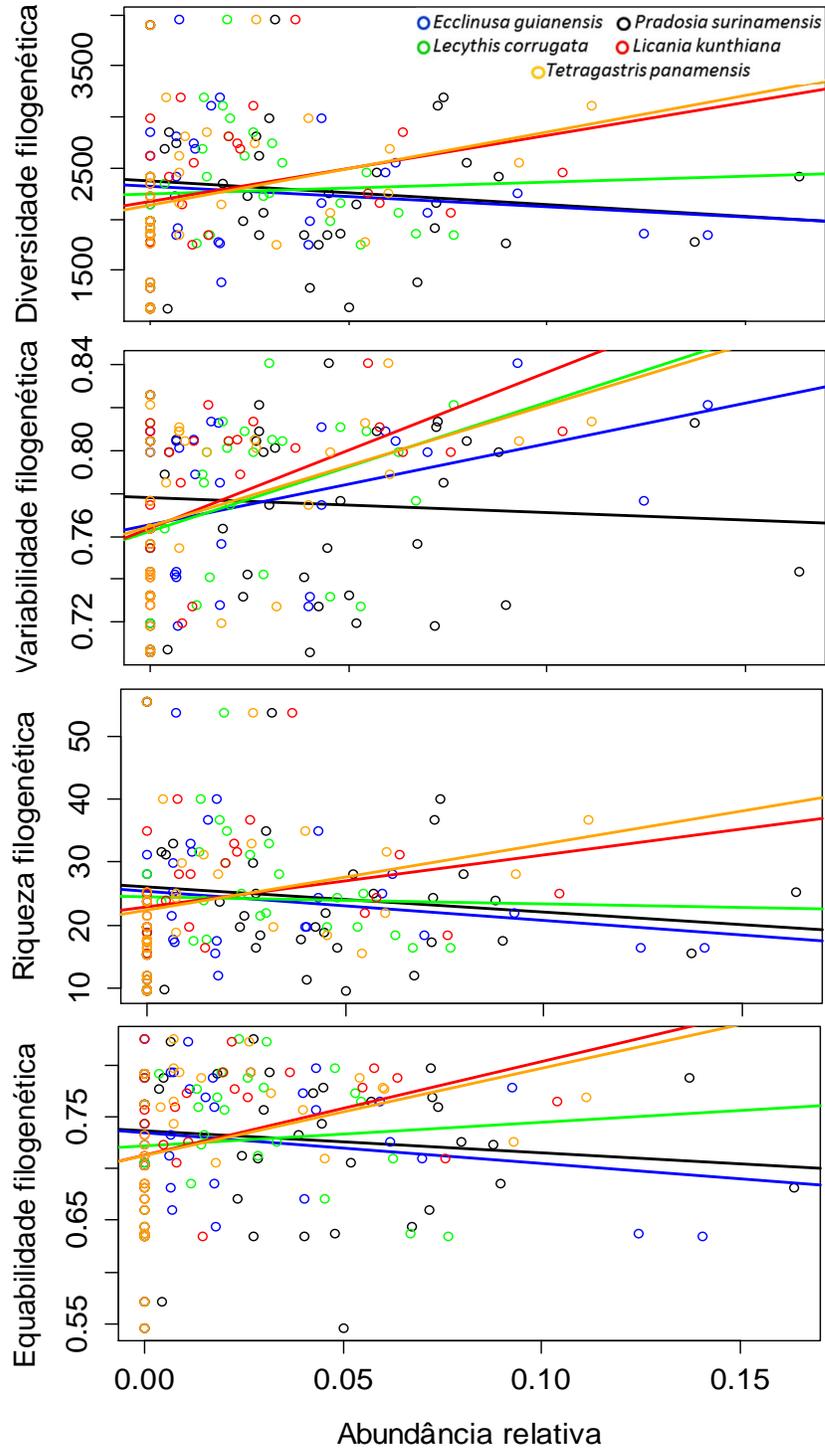


Figura 6.12 Regressão linear entre os parâmetros filogenéticos para a comunidade arbórea (diversidade, variabilidade, riqueza e equabilidade) e a abundância relativa de *Ecclinusa guianensis*, *Pradosia surinamensis*, *Lecythis corrugata*, *Licania kunthiana* e *Tetragastris panamensis* na Ilha de Maracá, Roraima. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

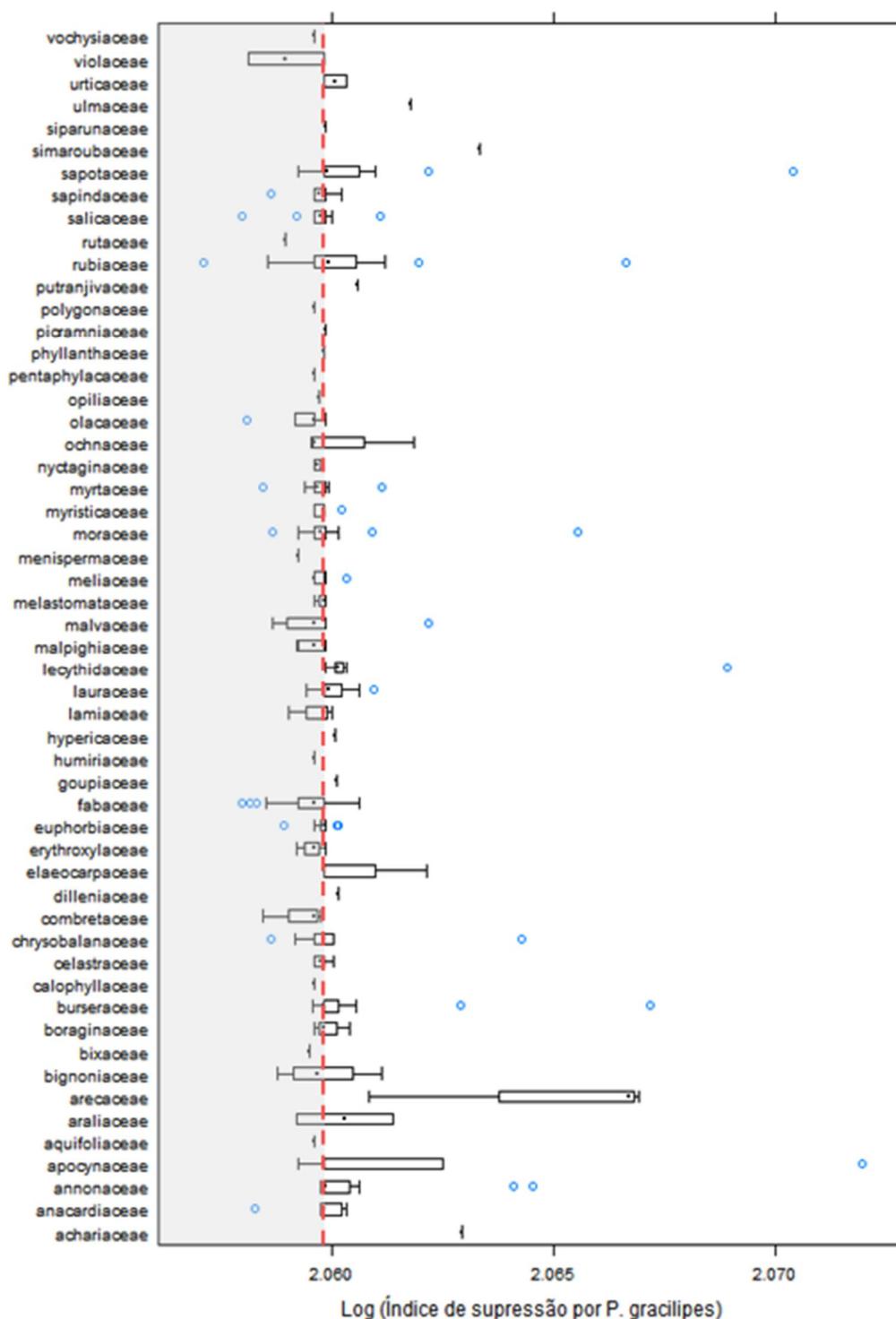


Figura 6.13 Média (\pm desvio padrão) do índice logaritmizado de supressão por *Peltogyne gracilipes* para as famílias botânicas das Florestas rica em *Peltogyne gracilipes* e sem *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima. Linha vermelha vertical tracejada indica o limite entre a supressão e o favorecimento por *Peltogyne gracilipes*, sendo considerada como suprimidas quando o Log índice de supressão por *Peltogyne gracilipes* $\geq 2,0595$. Baseada na amostragem da vegetação para árvores ≥ 10 cm DAP, realizado entre 1987 e 1992.

6.3.5 Caracterização das principais espécies favorecidas e suprimidas por *Peltogyne gracilipes*

As principais espécies favorecidas na FRP (Tabela 6.1) apresentam menor altura potencial ($16.6 \text{ m} \pm 8.49 \text{ m}$), são em sua maioria espécies de subdossel, com dispersão dos frutos por mecanismos abióticos e com madeira leve ($0.60 \text{ g/cm}^3 \pm 0.17 \text{ g/cm}^3$). Já o grupo das espécies suprimidas na FRP (Tabela 6.2) é caracterizado por espécies com maior altura potencial ($28.3\text{m} \pm 11.3\text{m}$), síndrome de dispersão predominantemente biótica (Zoocoria) e de madeira médio-pesada ou pesada ($0.723 \text{ g/cm}^3 \pm 0.133 \text{ g/cm}^3$) (Figura 6.14).

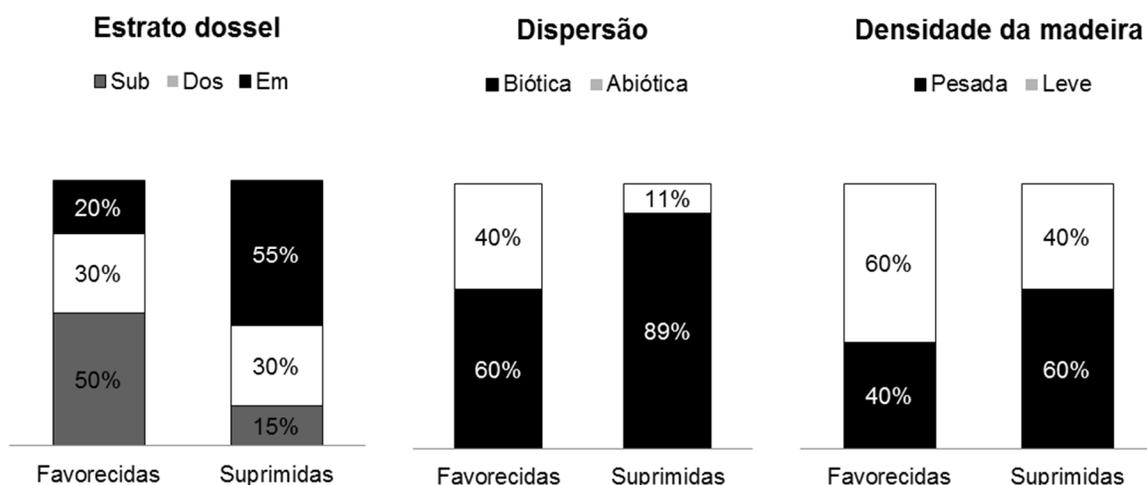


Figura 6.14 Distribuição percentual das espécies arbóreas favorecidas e suprimidas por *Peltogyne gracilipes* na Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes* da Ilha de Maraca, Roraima, quanto ao estrato do dossel (Em – emergentes, Dos – dossel, sub – subdossel), tipo de dispersão das sementes (Biótica e Abiótica) e densidade da madeira (pesada $> 0.66 \text{ g/cm}^3$ e leve $< 0.65 \text{ g/cm}^3$).

Tabela 6.1 Caracterização das 20 principais espécies arbóreas favorecidas na Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP) na Ilha de Maraca, Roraima, ordenadas pelos menores valores de índice de supressão por *Peltogyne gracilipes*, quanto a altura potencial (m), estrato do dossel (Em – emergentes, Dos – dossel, Sub – subdossel), densidade da madeira, dispersão (Biótica e Abiótica) e os biomas brasileiros onde essas espécies ocorrem (Amazônia – Am, Mata Atlântica - At, Cerrado – Ce, Caatinga – Ca, Chaco – Ch).

Espécies favorecidas FRP	Altura (m)	Estrato dossel	Densidade da Madeira	Dispersão	Ocorrência (Biomas)
<i>Pradosia surinamensis</i> (Sapotaceae)	30	Em	0.81	Biótica	Am
<i>Aleis longifolia</i> (Rubiaceae)	20	Dos	0.60	Biótica	Am
<i>Picramnia spruceana</i> (Picramniaceae)	8	Sub	0.42	Biótica	Am, Ce
<i>Chomelia tenuiflora</i> (Rubiaceae)	5	Sub	0.49	Biótica	Am
<i>Casearia ulmifolia</i> (Salicaceae)	10	Sub	0.62	Biótica	Am, At, Ce
<i>Chaunochiton kappleri</i> (Olacaceae)	25	Dos	0.52	Biótica	Am, Ce
<i>Rinorea brevipes</i> (Violaceae)	10	Sub	0.68	Biótica	Am
<i>Swartzia grandifolia</i> (Leguminosae)	18	Sub	1.03	Biótica	Am
<i>Spondias mombin</i> (Anacardiaceae)	15	Sub	0.39	Biótica	Am, At, Ce, Ca
<i>Hymenaea courbaril</i> (Leguminosae)	30	Em	0.77	Biótica	Am, At, Ce, Ca
<i>Eugenia cupulata</i> (Myrtaceae)	8	Sub	0.45	Biótica	Am
<i>Peltogyne paniculata</i> (Leguminosae)	25	Dos	0.81	Biótica	Am
<i>Genipa americana</i> (Rubiaceae)	15	Dos	0.62	Biótica	Am, At, Ce, Ca, Ch
<i>Lonchocarpus hedyosmus</i> (Leguminosae)	20	Dos	0.76	Biótica	Am
<i>Sorocea sprucei</i> (Moraceae)	8	Sub	0.61	Biótica	Am, Ce, Ch
<i>Apeiba schomburgkii</i> (Malvaceae)	20	Dos	0.30	Biótica	Am
<i>Handroanthus uleanus</i> (Bignoniaceae)	20	Dos	0.76	Biótica	Am
<i>Pachira quinata</i> (Malvaceae)	15	Sub	0.37	Biótica	Am
<i>Zanthoxylum rigidum</i> (Rutaceae)	10	Sub	0.60	Biótica	Am, Ce, Ch
<i>Vitex schomburgkiana</i> (Lamiaceae)	20	Dos	0,56	Biótica	Am, At
Média	16.60 (± 8.49)		0.60 (±0,18)		

Tabela 6.2 Caracterização das 20 principais espécies suprimidas na Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes* (FRP), Ilha de Maraca, Roraima, ordenadas pelos maiores valores de índice de supressão por *Peltogyne gracilipes* quanto à altura potencial (m), estrato do dossel (Em – emergentes, Dos – dossel, sub – subdossel), densidade da madeira (m), estrato do dossel (Em – emergentes, Dos – dossel, sub – subdossel), densidade da madeira, dispersão (Biótica e Abiótica) e os biomas brasileiros onde essas espécies ocorrem (Amazônia – Am, Mata Atlântica - At, Cerrado – Ce, Caatinga – Ca, Chaco – Ch).

Espécies suprimidas FRP	Altura (m)	Estrato dossel	Densidade da madeira	Dispersão	Distribuição
<i>Ouratea castaneifolia</i> (Ochnaceae)	16	Dos	0.76	Biótica	Am, At, Ce, Ca
<i>Amaioua corymbosa</i> (Rubiaceae)	10	Sub	0.58	Biótica	Am, At
<i>Sloanea garckeana</i> (Elaeocarpaceae)	15	Sub	0.77	Biótica	Am, At
<i>Pouteria venosa</i> (Sapotaceae)	25	Dos	0.92	Biótica	Am, At
<i>Lueheopsis duckeana</i> (Malvaceae)	18	Dos	0.61	?	Am
<i>Aspidosperma eteanum</i> (Apocynaceae)	30	Em	0.75	Abiótica	Am
<i>Crepidospermum goudotianum</i> (Burseraceae)	18	Dos	0.58	Biótica	Am
<i>Lindackeria paludosa</i> (Achariaceae)	15	Sub	0.56	Biótica	Am
<i>Simarouba amara</i> (Simaroubaceae)	40	Em	0.44	Biótica	Am, At, Ce
<i>Duguetia lucida</i> (Annonaceae)	30	Em	0.74	Biótica	Am
<i>Licania kunthiana</i> (Chrysobalanaceae)	35	Em	0.88	Biótica	Am, At, Ce, Ca
<i>Guatteria schomburgkiana</i> (Annonaceae)	18	Dos	0.64	Biótica	Am
<i>Brosimum lactescens</i> (Moraceae)	35	Em	0.67	Biótica	Am, At, Ce
<i>Duroia eriopila</i> (Rubiaceae)	30	Em	0.79	Biótica	Am
<i>Schefflera morototoni</i> (Araliaceae)	30	Em	0.46	Biótica	Am, At, Ce, Ch
<i>Ampelocera edentula</i> (Ulmaceae)	15	Sub	0.74	Biótica	Am
<i>Tetragastris panamensis</i> (Burseraceae)	18	Dos	0.73	Biótica	Am
<i>Lecythis corrugata</i> (Lecythidaceae)	35	Em	0.80	Biótica	Am
<i>Pouteria hispida</i> (Sapotaceae)	40	Em	0.88	Biótica	Am
<i>Himatanthus articulatus</i> (Apocynaceae)	40	Em	0.51	Abiótica	Am, Ce
Média	25.65 (±9,96)		0.70 (±0,13)		

6.4 DISCUSSÃO

6.4.1 Estrutura filogenética das comunidades arbóreas em Maracá

Os parâmetros filogenéticos analisados mostram que a FRP possui uma estrutura filogenética diferenciada das demais florestas, caracterizada por baixa diversidade, variabilidade, riqueza e equabilidade filogenética. Esses resultados indicam que na FRP as espécies são mais filogeneticamente relacionadas que nas demais florestas. Em alguns casos a diversidade filogenética está fortemente relacionada à riqueza de espécies (Rodrigues e Gaston, 2002; Schipper *et al.*, 2008). Embora a riqueza de espécies esteja altamente correlacionada à diversidade filogenética, ela isoladamente não é capaz de explicar as diferenças entre os parâmetros e a estrutura filogenética das FRP e FPP. As correlações significativas entre os parâmetros filogenéticos e a abundância relativa de *Peltogyne gracilipes*, resultado que não se repetiu para as outras espécies analisadas, deixou claro que a elevada abundância relativa de *Peltogyne gracilipes* é um fator determinante na diferenciação entre a estrutura filogenética da FRP das demais florestas.

A variação na estrutura filogenética, avaliada pela DMP_p , de sobredispersa na FSP a agrupada na FRP, indica a ação de diferentes mecanismos ecológicos sobre a organização dessas florestas. Vários trabalhos já relataram diferenças na estrutura filogenética ao longo de um gradiente vegetacional e na maioria dos casos essa variação estava associada aos diferentes estádios do processo de sucessão ecológica (Brunbjerg, *et al.*, 2012; Ding *et al.*, 2012; Whitfeld *et al.*, 2012; Xiao-Xue *et al.*, 2013). Nesses casos, a estrutura filogenética agrupada está associada à ação de um filtro ambiental temporário, à medida que o processo sucessional evolui, a competição interespecífica passa a ser o mecanismo mais atuante, diminuindo cada vez mais o nível de agrupamento filogenético. O fogo também pode agir como um filtro ambiental (Keeley *et al.*, 2011; 2012; He *et al.*, 2012), promovendo o agrupamento filogenético por meio da seleção de espécies resistentes, com características morfológicas e funcionais semelhantes e com capacidade de

regeneração rápida e eficiente (Keeley e Zedler, 1978; Bond e Midgley, 2001; Pausas *et al.*, 2004; Verdu e Pausas, 2007).

As florestas analisadas em Maracá são consideradas maduras e sem perturbações recentes. Embora Maracá esteja localizada em uma área susceptível à ocorrência de incêndios de grandes proporções, não existem indícios que o fogo aja como um filtro ambiental na FRP. Barlow *et al.* (2010) não encontrou correlação significativa entre a abundância de *Peltogyne gracilipes* e as cicatrizes de fogo nos troncos das árvores, o que indica que os incêndios não eram mais intensos ou frequentes na FRP. Além disso, há indícios que os incêndios mais recentes em Maracá ocorreram nas áreas de florestas mistas (FSP) e em savanas da ponta leste da Ilha (Thompson, 1992). Portanto, assim como discutido por Fine e Kembel (2010), para as variações na estrutura filogenética de comunidades de florestas maduras e campinaranas na Amazônia, é possível que o filtro ambiental na FRP seja de ordem edáfica.

6.4.2 Mecanismos ecológicos associados à estrutura filogenética das comunidades arbóreas em Maracá

Todas as plantas competem por recursos limitados como nutrientes, água e luz em alguma fase da vida. A competição é mais intensa entre espécies filogeneticamente próximas, quando as características responsáveis pela similaridade ecológica entre espécies são conservadas (Cahill *et al.*, 2008). Esta hipótese baseia-se na suposição de que espécies próximas possuem nichos ecológicos semelhantes, uma ideia sintetizada no conceito recente da conservação filogenética no nicho (Wiens e Graham 2005; Losos, 2008; Wiens *et al.*, 2010). A grande sobreposição do nicho ecológico resulta em intensa competição e exclusão das espécies menos adaptadas, enquanto outras espécies, com características funcionais e nichos ecológicos diferentes permanecem na comunidade. Dessa forma, o mecanismo de exclusão competitiva, comum em florestas maduras, favorece a estrutura filogenética sobredispersa (Valiente-Banuet e Verdú, 2007; Webb *et al.*, 2002, Violle e Xiang, 2009, Cavender-Bares *et al.*, 2009; Vamosi *et al.*, 2009) tal como a observada para a FSP em Maracá.

A FRP ocorre frequentemente nas partes mais baixas do relevo, provavelmente antigos canais de água, com solos temporariamente mal drenados como relatado por Norttclif e Robson (1992). Entretanto, Nascimento *et al.* (1997) enfatizaram que essa não é uma condição essencial para ocorrência da FRP, que também é encontrada em áreas bem drenadas. Embora a FRP seja considerada floresta de terra firme, nas áreas de relevo mais baixo e próximas a corpos de água, já foram observados o afloramento do lençol freático e a inundação temporária devido à cheia do rio Uraricoera e de igarapés que correm no interior da ilha durante a estação chuvosa (abril a agosto). O regime de água no solo controla muitos aspectos das florestas, inclusive a estrutura (Jirka *et al.*, 2007), a distribuição e a composição de espécies (Pyke *et al.*, 2001; Gibbons e Newbery, 2002; Groom, 2004; Engelbrecht *et al.*, 2007; Jirka *et al.*, 2007; Balvanera *et al.*, 2011, Schietti *et al.*, 2014). Em solos de baixa drenagem, a profundidade da raiz é um fator chave que afeta o crescimento e a sobrevivência da planta (Groom, 2004). Para *Peltogyne gracilipes* já foi verificado em campo que indivíduos adultos que tombaram e expuseram as raízes tinham o sistema radicular bastante desenvolvido, porém superficialmente. Embora seja necessária uma verificação mais precisa, é possível que as árvores na FRP tenham sistema radicular superficial devido à má drenagem do solo, que ocorre na estação chuvosa.

Os solos da FRP também são pobres, arenosos e possuem as mais altas concentrações de magnésio trocável (Mg^{+}) já relatadas para a Amazônia (Nortcliff e Robson, 1994). A alta concentração de Mg^{+} é um dos principais diferenciais entre os solos da FRP e FSP, como descrito por Nascimento *et al.* (1997). Outra observação importante feita pelos autores é a distribuição do magnésio ao longo do perfil do solo na FRP, a concentração desse nutriente foi maior nas camadas mais profundas do solo, reduziu gradativamente nas camadas intermediárias e voltou a aumentar consideravelmente na camada superficial. A alta concentração de Mg^{+} na superfície solo da FRP parece estar associada ao sistema solo-planta (Nascimento e Villela, 2010). A assimilação do Mg^{+} das camadas mais profundas aliada a baixa eficiência no uso desse nutriente por *Peltogyne gracilipes* colabora para acentuar a alta concentração de Mg^{+} na superfície do solo das FRP (Villela e Proctor, 2002). Nesse sistema, *Peltogyne gracilipes* seria capaz de retirar o Mg^{+} das camadas mais

profundas do solo e depositá-lo na camada superficial por meio da serapilheira. Essa hipótese se fortalece com os resultados de altas concentrações de magnésio (Mg) nas folhas de *Peltogyne gracilipes* e na serapilheira da FRP relatados por Villela e Proctor (2002). Existem algumas evidências de que a concentração muito elevada de magnésio no solo, acompanhada da baixa disponibilidade de cálcio (Ca) pode ser tóxico para algumas espécies (Proctor e Woodell, 1975, Rios *et al.*, 2012). A toxicidade de Magnésio é comum em solos ultramáficos com alta razão de Mg/Ca (Proctor, 1970; Proctor e Woodell, 1975, Brady *et al.*, 2005). Mas também existem relatos de efeitos maléficos do Mg sobre algumas espécies em solos não ultramáficos, similares aos solos da FRP (Cooper e Etherington, 1974) e em regiões semiáridas com estresse hídrico (Hawkesford *et al.*, 2012). No caso específico de *Peltogyne gracilipes*, foi relatado que suas folhas apresentam alta concentração de cálcio (Villela e Proctor, 2002), um indício de que a espécie possui alguma adaptação fisiológica para amenizar os efeitos deletérios do Mg, por meio da regulação da razão da concentração Mg/Ca nas folhas, como sugerido por Proctor *et al.* (1989). Portanto, é possível que tanto a má drenagem temporária de parte dos solos da FRP, quanto a elevada concentração de Mg⁺ tenham um papel limitante importante na coexistência das espécies, selecionando espécies aptas a tolerar essas condições, com características funcionais similares, o que pela teoria do nicho ecológico filogenético, aumenta a relação filogenética das espécies e favorece a estrutura filogenética agrupada da FRP.

6.4.3 Caracterização das espécies suprimidas e favorecidas na FRP

Como o índice das espécies suprimidas foi calculado com base na relação da abundância das espécies entre a FRP e FSP, o grupo de espécies suprimidas na FRP também se refere às espécies mais abundantes ou favorecidas na FSP. A caracterização das espécies abundantes na FSP mostra que essa floresta tem uma maior complexidade estrutural, com distribuição mais equilibrada das espécies entre as características analisadas, sobretudo a distribuição das espécies nos estratos do dossel, com grande parte das espécies emergentes, como esperado para florestas tropicais maduras (Clark e Clark, 1992). Nas florestas tropicais úmidas, o dossel alto

(normalmente acima de 25 metros) e fechado provoca marcantes variações verticais, sobretudo na distribuição da luz ao longo do perfil da floresta (Basset *et al.*, 2003). A variação na tolerância ao sombreamento permite a partição do gradiente horizontal de luz no chão da floresta entre as diferentes espécies (Kitajima e Poorter, 2008). A variação das características funcionais, tal como a altura potencial, favorece a partição do nicho (Lusk *et al.*, 2008) e contribui para a coexistência das espécies em uma mesma comunidade (Lankau e Strauss, 2008; Ashton *et al.*, 2010; Clark *et al.*, 2010; Jung *et al.*, 2010). Portanto, a diferença na altura potencial dos indivíduos adultos na FSP permite que as diferentes espécies compartilhem o gradiente vertical no dossel da floresta. As espécies favorecidas na FRP ao contrário, apresentaram uma distribuição menos equilibrada entre os atributos avaliados. No entanto, considerando a teoria de conservação de nicho ecológico (Harvey e Pagel, 1991; Ricklefs, 2010), esse resultado era esperado, já que na FRP existem filtros ambientais selecionando espécies com características morfológicas e funcionais similares (Swenson *et al.*, 2007).

A elevada densidade média das árvores na FSP está próximo aos valores relatos para Amazônia oriental por Chave *et al.* (2006), inclusive algumas famílias de madeira pesada, dominantes nessa região como Sapotaceas, Crysobalanaceas, Lecythidaceas e Leguminosae também foram abundantes na FSP. Em florestas maduras, é esperado que espécies de sub-dossel, tolerantes ao sombreamento, como as que predominam na FRP, tenham densidade da madeira mais elevada para resistir aos danos mecânicos como queda de galhos das árvores do dossel (van Gelder *et al.* 2006). No entanto, a densidade da madeira também está associada ao ritmo de crescimento da espécie e a sua longevidade. Na FRP, as espécies de madeira muito leve ($\leq 0.5 \text{ g.cm}^{-3}$) *Spondia mobim*, *Pachira equinata* e *Apeiba schomburgkiana* estão entre as espécies mais comuns nas florestas secas (caducifólias) adjacentes ao cerrado no complexo rio Branco–Rupupuni (ter Steege e Zondervan, 2000). Essas são espécies sucessoras iniciais do grupo ecológico das pioneiras ou secundárias iniciais que, provavelmente, ocupam pequenas clareiras ou as bordas da FRP.

Na FRP houve predomínio de espécies menores que ocupam o subdossel. A altura potencial de uma espécie afeta diretamente sua habilidade na captura de luz

(Falster e Westoby, 2005). *Peltogyne gracilipes* é a espécie emergente na FRP, atinge até 40 m de altura e tem a copa muito desenvolvida, o que faz dela a espécie dominante no dossel da FRP. Além dela, somente outras duas espécies (*Pradosia surinamensis* e *Hymenaea courbaril*) são emergentes no dossel da FRP. Segundo Hart (1990), poucas espécies de dossel conseguem se manter em florestas com monodominância de espécies secundárias tardias, tal como *Peltogyne gracilipes*, devido à competição entre a espécie monodominante e as demais espécies de dossel. Se a altura potencial das espécies dominantes do dossel for muito superior às demais espécies e se a variação na altura potencial das espécies estiver correlacionada com a distância filogenética como proposto por Mayfield e Levine (2010), a competição de copa entre as espécies contribuirá para manter a estrutura filogenética agrupada na FRP.

O predomínio de dispersão biótica, tanto na FRP quanto na FSP, está de acordo com os resultados encontrados para as florestas sazonais tropicais (Howe e Smalwood, 1982; Nunes *et al.*, 2003). No entanto, houve um número considerável de espécies com dispersão abiótica (anemocóricas e autocóricas) na FRP. Os frutos secos em sua maioria tem dispersão abiótica e maturam durante a estação seca, período em que também ocorre a dispersão dos propágulos de *Peltogyne gracilipes*. A dispersão biótica (pássaros, insetos e mamíferos) tem maior eficiência por dispersar sementes a longas distâncias da planta mãe (Thomson *et al.*, 2011). As espécies de dossel ou emergentes também são mais eficientes na dispersão das sementes quando comparadas com espécies de menor altura e com a mesma síndrome de dispersão (Tackenberg *et al.*, 2003; Soons *et al.*, 2004; Travis *et al.*, 2010). Isso indica, de modo geral, que as espécies favorecidas na FSP tem dispersão das sementes mais eficiente em comparação às espécies favorecidas na FRP, tanto pela maior altura potencial das espécies quanto pela maior proporção de espécies com dispersão biótica.

6.4.4 Implicações da monodominância de *Peltogyne gracilipes* na estrutura filogenética agrupada

Não se sabe ao certo se o processo de monodominância de *Peltogyne gracilipes* ocorre de forma gradual ou não. Hart (1990) sugeriu que para algumas florestas, o processo de monodominância não é gradual e pode se iniciar a partir de um distúrbio intenso, no qual uma simples espécie arbórea pode se estabelecer e dominar o dossel da floresta por muitos séculos. Embora os incêndios na Ilha de Maracá não sejam frequentes, não se pode omitir que o Estado de Roraima tem um histórico de incêndios de grandes proporções, inclusive na região onde há a ocorrência da FRP. Portanto, é possível que em algum momento, *Peltogyne gracilipes* tenha sido beneficiado pela ação do fogo.

Se a floresta permanecer sem sofrer novos distúrbios, as espécies de crescimento lento e tolerantes à sombra dominarão o dossel (Hart, 1990). Neste momento os filtros ambientais juntamente com a competição no dossel começam a favorecer a dominância de *Peltogyne gracilipes* na FRP. Os filtros ambientais (Mg⁺ e drenagem do solo) colaboram com a monodominância de *Peltogyne gracilipes* reduzindo o número de espécies aptas a se estabelecerem na FRP. Além disso, as espécies que se estabelecem na FRP, provavelmente, não são tão boas competidoras quanto *Peltogyne gracilipes*. A dispersão de curta distância com boa germinação e baixa predação das sementes, a tolerância ao sombreamento e baixa herbivoria nas plântulas (Nascimento e Proctor, 2001) leva à formação de um banco de plântulas de *Peltogyne gracilipes*. Essa espécie também tem um rápido desenvolvimento quando existe luz disponível (ver capítulo 1). A competição interespecífica parece ser mais intensa para os indivíduos adultos, principalmente entre as espécies de dossel, o que justifica a monodominância de *Peltogyne gracilipes* acima de 90% para os indivíduos com DAP \geq 30 cm. Uma vez atingida à dominância do dossel e do banco de plântulas, juntamente com a competição de copa e os filtros ambientais favorecendo *Peltogyne gracilipes*, a monodominância dessa espécie em Maracá passa a ser mantida mais facilmente, onde as árvores mortas de *Peltogyne gracilipes* tem grande chance de serem substituídas por novos indivíduos da mesma espécie.

6.5 CONCLUSÃO

A estrutura filogenética das florestas estudadas na Ilha de Maracá variou de agrupada na FRP a sobredispersa na FSP e FPP. A elevada abundância de *Peltogyne gracilipes* na FRP parece estar associada a diferenciação da estrutura filogenética dessa floresta em relação às demais.

Na FRP, os filtros ambientais (alta concentração de magnésio e deficiência na drenagem do solo) são mais atuantes na determinação inicial da coexistência das espécies na FRP e estão associados à estrutura filogenética agrupada dessa floresta.

Na FRP foram favorecidas espécies de sub-dossel (*Picramnia spruceana*, *Chomelia tenuiflora*, *Casearia ulmifolia*, *Eugenia cupulata*, *Sorocea sprucei* dentre outras) e houve poucas espécies emergentes (*Pradosia surinamensis* e *Hymenaea courbaril*). Já o grupo das espécies suprimidas, que são conseqüentemente as mais abundantes na FSP, apresentou melhor distribuição vertical na floresta.

A densidade da madeira desses grupos de espécies está dentro do esperado para florestas maduras da Amazônia. No entanto, na FRP, houve a presença de algumas espécies pioneiras com madeira muito leve com densidade menor que 0.3 g/cm³.

A monodominância de *Peltogyne gracilipes* pode ter sido favorecida pela ação dos filtros ambientais que reduzem o número de espécies aptas a se estabelecerem na FRP e pela competição no dossel que limita a coexistência de espécies emergentes. Além disso, *Peltogyne gracilipes* possui algumas características importantes tais como maior porte, elevada taxa de germinação, baixas taxas de predação de semente e herbivoria foliar nas plântulas com formação de banco de plântulas tolerante ao sombreamento. Uma vez dominado o dossel da floresta e com a formação do banco de plântulas, a monodominância de *Peltogyne gracilipes* na FRP passa a ser mantida mais facilmente, na ausência de perturbações frequentes.

7 DISCUSSÃO GERAL

Na maioria dos casos, a monodominância em florestas tropicais está associada à ação de mais de um fator biótico ou abiótico (Connell e Lowman, 1989; Hart *et al.*, 1989; Hart, 1995; Nascimento *et al.*, 1997, Henkel *et al.*, 2003; Marimon *et al.*, 2005; Nascimento e Villela, 2010; Peh *et al.*, 2011). As espécies com monodominância permanente são bem adaptadas ao ambiente onde ocorrem, o que faz delas boas competidoras e dominantes em todos os estádios ontogenéticos. Além disso, a maioria das espécies monodominantes, é dotada de características que modificam o ambiente, de modo a torná-lo menos favorável à colonização de outras espécies e assim podendo ser consideradas inibidoras (Hart 1990; Peh *et al.*, 2011a). Dentre essas características as mais relevantes são a copa desenvolvida, que proporciona o sombreamento do sub-bosque (Torti *et al.*, 2001; Peh *et al.*, 2011a), produção de espessa camada de serapilheira de lenta decomposição (Torti *et al.*, 2001; Villela e Proctor, 2002; Peh *et al.*, 2011a) e em alguns casos a alteração de características químicas do solo (Villela e Proctor, 1999; Marimon *et al.*, 2001; Villela e Proctor, 2002). Diversos mecanismos mantenedores da monodominância em florestas tropicais foram propostos por Peh *et al.* (2011a). No entanto, devido às diferentes relações entre a espécie monodominante e o ambiente, cada floresta monodominante possui o seu próprio conjunto de fatores que são essenciais para a manutenção dessas florestas (Torti *et al.* 2001; Nascimento e Villela 2010).

Baseado nos trabalhos já existentes que abordaram a monodominância de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá (Nascimento e Proctor, 1996; Nascimento *et al.*, 1997 a, b; Nascimento e Proctor, 2001; Villela e Proctor, 1999, Villela e Proctor 2002; Nascimento e Villela, 2010) e nos novos resultados obtidos neste presente estudo, a manutenção da monodominância de *Peltogyne gracilipes* em Maracá parece estar associada às características fenológicas e reprodutivas da espécie, à ação de filtros ambientais e à resistência da espécie à predação de sementes e herbivoria foliar e aos eventos de seca, conforme demonstrado no fluxograma (Figura 7.1).

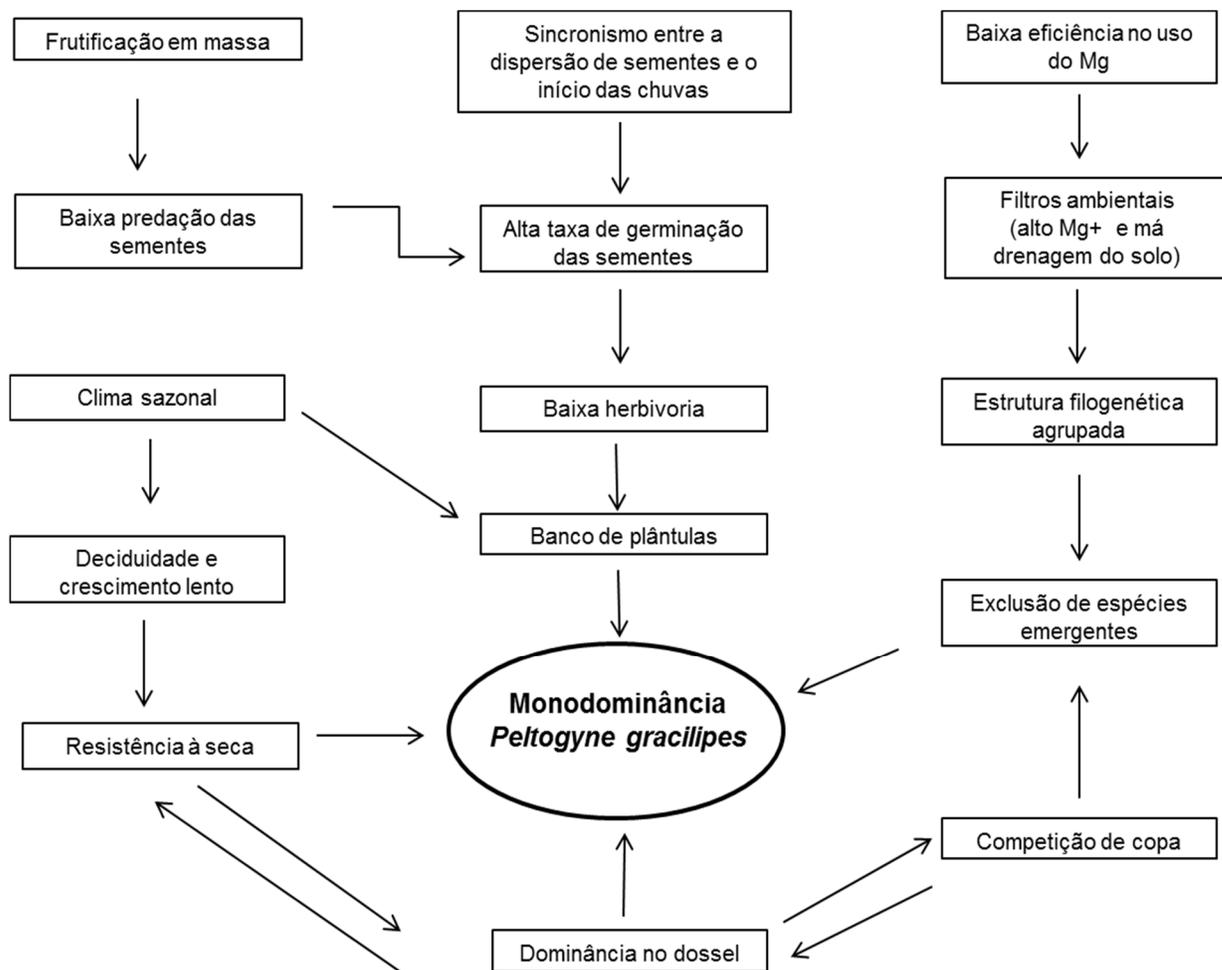


Figura 7.1 Fluxograma com as características de *Peltogyne gracilipes*, do ambiente e as interações ecológicas que podem colaborar com a manutenção da monodominância de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Roraima.

A frutificação em massa e o sincronismo entre a dispersão das sementes e o início das chuvas colaboram para o aumento da taxa de germinação das sementes de *Peltogyne gracilipes*. Como já demonstrado em diversos trabalhos, a frutificação em massa com intervalos irregulares é uma característica comum a muitas espécies monodominantes, e em muitos casos essa adaptação contribui para o controle do ataque de predadores de sementes (Hart *et al.*, 1995; McGuire, 2007, capítulo I). O pico de dispersão das sementes de *Peltogyne gracilipes* é próximo ao início regular das chuvas na região de Maracá (entre fevereiro e março). As sementes de *Peltogyne gracilipes* não são dormentes e encontrando as condições ambientais necessárias, iniciam o processo de germinação rapidamente. A baixa taxa de predação de sementes que foi verificada nesse trabalho, corroborando Nascimento e

Proctor (1996), a alta taxa de germinação das sementes e baixa herbivoria (Nascimento e Proctor, 2001) contribuem para a formação de um banco de plântulas denso dominado por *Peltogyne gracilipes*, muito tolerante à sombra.

Além das características reprodutivas de *Peltogyne gracilipes*, a forte sazonalidade climática, marcada por períodos alternados de chuvas intensas entre abril a agosto e baixa precipitação nos demais meses, pode limitar o estabelecimento das plântulas, tanto pelo excesso de água e redução da disponibilidade de luz no período chuvoso, quanto pela escassez por água no solo no período seco. Na FRP, os efeitos da seca devem ser intensificados devido ao caráter semidecíduo dessa floresta, que proporciona o aumento da radiação solar no período de seca, quando as espécies decíduas, sobretudo *Peltogyne gracilipes*, perdem as folhas, podendo ser um fator que dificulta o estabelecimento de outras espécies mais sensíveis à seca e a variações na intensidade de luz.

A análise da estrutura filogenética das comunidades arbóreas em Maracá colaborou para a identificação dos mecanismos que agem sobre a seleção das espécies em cada floresta. A baixa diversidade filogenética e a estrutura filogenética agrupada encontrada para a FRP estão associadas à alta dominância de *Peltogyne gracilipes* e ação de filtros ambientais, possivelmente Mg⁺ e a baixa drenagem temporária do solo em períodos de chuva intensa. Para *Peltogyne gracilipes* já foram evidenciadas características que demonstram que essa espécie tem adaptações a esses filtros ambientais, como a baixa razão Mg/Ca nas folhas (Villela e Proctor, 2002) e sistema radicular desenvolvido superficialmente. A alta concentração do Mg⁺ na camada superficial do solo é uma condição que pode ter sido adquirida em função da relação solo – planta (Villela e Proctor, 2002). *Peltogyne gracilipes* é uma espécie que retira magnésio das camadas mais profundas do solo e o acumula nas folhas. Com a baixa translocação desse elemento (Villela e Proctor, 2002) e com a perda completa das folhas durante a estação seca, uma grande quantidade de Mg⁺ é rapidamente liberada para o solo no início das chuvas. A alta concentração de magnésio na solução do solo pode ser tóxica para o estabelecimento de algumas espécies (Proctor, 1970; Proctor e Woodell, 1975; Brady *et al.*, 2005; Hawkesford *et al.*, 2012).

A ação dos filtros ambientais leva à seleção de um grupo de espécies filogeneticamente relacionadas e promove a estrutura filogenética agrupada. Além disso, a competição interespecífica com *Peltogyne gracilipes*, limitando a coexistência de outras espécies no dossel, reduz ainda mais a diversidade filogenética na FRP. A menor altura potencial das árvores na FRP em relação à FSP provavelmente é uma característica condicionada pela competição de copa entre *Peltogyne gracilipes*, a principal espécie emergente na FRP, e as demais espécies. É possível também que a baixa drenagem do solo colabore para selecionar espécies que tenham o desenvolvimento de raízes mais superficiais e isso pode limitar o desenvolvimento da parte aérea das árvores. A competição de copa entre *Peltogyne gracilipes* e as demais espécies também pode levar a exclusão de espécies de grande porte, já espécies de menor porte, capazes de se desenvolverem sob a copa de *Peltogyne gracilipes*, são menos afetadas. Com a dominância do dossel e do banco de plântulas e a ação dos filtros ambientais, a monodominância de *Peltogyne gracilipes* pode ser mantida por longo período na ausência de grandes perturbações. Caso ocorra a morte de indivíduos adultos de grande porte, a abertura de pequenas clareiras favorecerá o rápido desenvolvimento das plântulas de *Peltogyne gracilipes* que passam a dominar todos os estágios sucessionais dentro daquela clareira.

Devido à grande influência dos eventos de El Niño sobre o clima em Roraima, o qual proporciona períodos extensos de secas intensas, a resistência de *P. gracilipes* à seca é uma característica importante que pode ter colaborado para sua monodominância ao longo do tempo, além de ser imprescindível para manter o “status” de monodominante frente ao aumento da frequência e intensidade das secas que é esperada para as próximas décadas. A deciduidade e o crescimento lento de *Peltogyne gracilipes* são algumas características que podem conferir a essa espécie maior resistência à seca. As plântulas de *Peltogyne gracilipes* também mostraram baixa taxa de mortalidade nos períodos secos. Os resultados de dinâmica das florestas e das populações mostram que a estrutura da FRP está estável ao longo dos 20 anos de análise e houve aumento no número de indivíduos de *Peltogyne gracilipes*. Como essa espécie se mostrou pouco afetada pelas secas é esperado que *Peltogyne gracilipes* aumente sua dominância sobre as florestas em Maracá caso as secas se tornem mais frequentes.

Todos os fatores relacionados no diagrama de fluxo (Figura 7.1) estão envolvidos na manutenção da FRP, mas o fator que desencadeou o início da monodominância de *Peltogyne gracilipes* ainda permanece desconhecido. No caso da monodominância de *Peltogyne gracilipes* em Maracá, região localizada justamente no arco dos grandes incêndios em Roraima, é possível que em algum momento o fogo tenha favorecido a colonização de *Peltogyne gracilipes*.

O fogo inicial em florestas não é muito severo, a chama atinge em média 10 cm, matando principalmente indivíduos menores de 10 cm de diâmetro (Holdsworth e Uhl, 1997; Van Nieuwstadt *et al.*, 2001; Cochrane e Laurance, 2002). Algumas características de *Peltogyne gracilipes* são importantes para sua sobrevivência e colonização após um evento de fogo. Essa é uma espécie de grande porte, emergente, com madeira de alta densidade, as quais são características importantes para a sobrevivência das espécies frente a um evento de fogo intenso (Romero e Bolker, 2008; Brando *et al.*, 2012). O fogo pode afetar o recrutamento de algumas espécies. A queima da serapilheira também pode reduzir a viabilidade das sementes em até 85% na camada superficial e em 60% das sementes que estão abaixo de 1.5 cm no solo, além de causar a elevada mortalidade das plântulas (Van Nieuwstadt *et al.*, 2001), sobretudo de espécies com sementes dormentes.

A fenologia de *Peltogyne gracilipes* precisa ser avaliada mais criteriosamente, mas é possível que haja sincronismo entre os anos reprodutivos e os eventos de El Niño. Sabe-se que nos anos 1991, 2003, 2007 e 2010 em que ocorreu El Niño, houve a frutificação de *Peltogyne gracilipes*. Esse sincronismo entre a frutificação e os eventos climáticos já foi relatado para as dipterocarpaceas em florestas tropicais asiáticas (Curran *et al.*, 1999). Embora em florestas neotropicais, o efeito do El Niño sobre a frutificação não seja tão claro (Williamson *et al.*, 2000), é possível que períodos de seca prolongadas estimulem o florescimento de espécies tropicais do dossel devido ao aumento da radiação solar (Brearley *et al.*, 2007) e ao próprio estresse hídrico, que leva à alteração no balanço hormonal e favorece o florescimento (Rivera e Borchert, 2001)

Em anos de El Niño também são registrados o aumento dos incêndios em Roraima e o pico da dispersão das sementes de *Peltogyne gracilipes* acontece justamente entre os meses Janeiro a março, período em que foram relatados os

principais incêndios em Roraima (Barbosa e Fearnside, 2005). Dificilmente o fogo que se inicia no chão da floresta atinge a copa de grandes árvores como *Peltogyne gracilipes*. Portanto, em anos reprodutivos os frutos não são comprometidos pelo fogo, e as sementes dispersas pós-fogo encontram um sub-bosque mais limpo e um dossel mais aberto, facilitando sua germinação e o rápido crescimento. Assim, é possível que em anos que houve sincronismo entre a frutificação de *Peltogyne gracilipes* e o fogo, esta espécie tenha se beneficiado, aproveitado das condições de dossel mais aberto e da menor competição no banco de plântulas, recrutando uma grande coorte de novos indivíduos.

A hipótese do incêndio como fator que pode ter favorecido a monodominância em algumas florestas já havia sido proposta por Hart (1990), mas segundo a autora, o incêndio ou outro distúrbio qualquer, só poderá desencadear um processo de monodominância de alguma espécie se não for frequente e muito intenso. Nesse modelo, à medida que morrem os indivíduos adultos de outras espécies sobreviventes do distúrbio, plântulas ou indivíduos jovens da espécie que teve sucesso na colonização pós-distúrbio têm maior chance de se desenvolver e substituir a árvore morta, colaborando gradativamente para a progressão da dominância da espécie em todos os estádios ontogenéticos.

8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos nesse estudo colaboraram para o melhor entendimento da monodominância de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá e dos processos envolvidos na manutenção dessas florestas, permitindo melhor compreensão da relação entre *Peltogyne gracilipes*, o ambiente e as demais espécies coexistentes. A partir dos resultados é possível afirmar que *Peltogyne gracilipes* é altamente adaptada às condições ambientais de Maracá, se beneficiando não só das características edáficas, mas também da sazonalidade climática. O sinergismo entre as características bióticas e abióticas tais como o mecanismo de reprodução, os mecanismos que colaboram para o sucesso na germinação das sementes e no estabelecimento das plântulas, os filtros ambientais e a resistência de *Peltogyne gracilipes* à seca colaboram para manter a supremacia dessa espécie em grande parte das florestas na Ilha de Maracá.

Grande parte do conhecimento que se tem sobre a monodominância de *Peltogyne gracilipes* na FRP em Maracá se limita à interação dessa espécie com o ambiente, mas pouco se sabe como as demais espécies são influenciadas tanto pelas características ambientais quanto pela interação com *Peltogyne gracilipes*. Desse modo, estudos que abordem as relações alométricas da raiz e parte aérea são importantes para entender melhor a relação dessas espécies com o ambiente e a competição com *Peltogyne gracilipes*.

Os fatores mantenedores da monodominância de *Peltogyne gracilipes* estão melhores esclarecidos, no entanto, quanto ao processo que pode ter desencadeado a monodominância, existem apenas hipóteses. Assim, para se testar a importância do fogo no processo da monodominância de *Peltogyne gracilipes* é válida uma prospecção no solo em busca de vestígios de incêndios passados e até mesmo estudos palinológicos e dendrocronológicos para auxiliar no entendimento dos processos que podem ter moldado a evolução da FRP. Além disso, experimentos com fogo controlado também seriam importantes para realmente verificar o potencial colonizador dessa espécie pós-fogo. Também é necessário mapear a distribuição desses adensamentos monodominantes de *Peltogyne gracilipes* e analisar séries

históricas de imagens de satélites para verificar a expansão ou retração dessas florestas, explorar a ocorrência da monodominância de *Peltogyne gracilipes* fora da Ilha de Maracá e averiguar se os padrões edáficos e estruturais já descritos para a FRP em Maracá, repetem-se nessas outras áreas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D.D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* 74:25–44.
- Adams, H.D., Kolb, T.E. (2005) Tree growth response to drought and temperature along an elevation gradient on a mountain landscape. *Journal of Biogeography* 32: 1629–1640.
- Aguiar, I.B., Barciela, F.J.P. (1986) Maturação de sementes de Cabreúva. *Revista Brasileira de Sementes*, 8:63-71.
- Alencar, A., Nepstad, D., Diaz, M.C.V. (2006) Forest understory fire 510 in the Brazilian Amazon in ENSO and non-ENSO years: area burned and committed carbon emissions. *Earth Interactions*, 10:1-17.
- Allen, C.D., Breshears, D.D. (1998) Drought-induced shift of a forest woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 14839–14842.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4):660-684.
- Amaral, D.D., Vieira, I.C.G., Almeida, S.S., Salomão, R.P., Silva, A.S.L., Jardim, M.A.G. (2009) Checklist da flora arbórea de remanescentes florestais da região metropolitana de Belém e valor histórico dos fragmentos, Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais* 4(3):231-289.
- Angiosperm Phylogeny Group. APG III. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161:105-121.
- Aragão, L.E.O.C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R.M., Saatchi, S., Anderson, L.O., Shimabukuro, Y. (2007) Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophysical Research Letters*, 34:L07701. doi: 10.1029/2006GL028946.
- Arnan, X., Molowny-Horas, R., Rodrigo, A., Retana, J. (2012) Uncoupling the effects of seed predation and seed dispersal by granivorous ants on plant population dynamics. *PLoS One*, 7(8) e42869.
- Arroyo-rodríguez, V., Cavender-bares, J., Escobar, F., Melo, F.P.L., Tabarelli, M. (2012) Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology*, 100:702–711.
- Ashton, I.W., Miller, A.E., Bowman, W.D., Suding, K.N. (2010) Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. *Ecology*, 91:3252-3260.
- Augspurger, C. (1983) Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71:759-77.
- Augspurger, C. K. (1984) Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 65:1705-1712.

- Augspurger, C.K., Kelly, C.K. (1984) Pathogen mortality of tropical tree seedlings: Experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, 61:211-217.
- Bagarella, J.J., Ferreira, A.M.M. (1985) *Amazonian geology and the Pleistocene and the Cenozoic environments and paleoclimates*. In: Prance, G.T. & Lovejoy, T.E. (Eds.) Amazonia Pergamon. p. 49-71.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F. (2004) Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359:353-365.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Laurance, W.F., Pitman, N.C.A., Almeida, S., Arroyo, L., DiFiore, L.A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Nascimento, H., Monteagudo, A., Neill, D.A., Silva, J.N.M., Malhi, Y., Lopez Gonzalez, G., Peacock, J., Quesada, C.A., Lewis, S.L., Lloyd, J. (2009) Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences*, 6, 297–307.
- Balch, J.K. (2014) Atmospheric science: Drought and fire change sink to source. *Nature*, 506(7486):41-42.
- Balvanera, P., Quijas, S., Pérez-Jiménez. (2011) Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica*, 43:414-422.
- Baraloto, C., Forget, P.M. (2007) Seed size, seedling morphology and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 94:901-911.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P. (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254:1-15.
- Barbosa, R.I. (1997). *Distribuição das chuvas em Roraima*. In.: Barbosa, R.I., Ferreira, E.J.G. & Castellón, E.G. Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima. p. 325-335.
- Barbosa, R.I., Fearnside, P.M. (1999) Incêndios na Amazônia brasileira: estimativa da emissão de gases do efeito estufa pela queima de diferentes ecossistemas de Roraima na passagem do Evento El Niño (1997/98). *Acta Amazônica*, 29(4):513-534.
- Barbosa, R.I., Xaud, M.R., Silva, G.F.N., Cattâneo, A.C. (2003) Forest Fires in Roraima, Brazilian Amazonia. *International Forest Fire News*, 28:51-56.
- Barbosa, R.I., Fearnside, P.M. (2005) Above-ground biomass and the fate of carbon after burning in the savannas of Roraima, Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 216: 295-316.
- Barlow, J., Silveira, J.M., Cochrane, M.A. (2010). Fire scars on Amazonian trees: exploring the cryptic fire history of the Ilha de Maracá. *Biotropica*, 42(4):405-409.

- Baskin, C.C., Baskin, J.M., (2001) *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego. 666p.
- Basset, Y., Hammond, P.M., Barrios, H., Holloway, J.D., Miller, S.E. (2003) *Vertical stratification of arthropod assemblages. Arthropods of tropical forests*. In: Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E., Kitching, R.L Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy (eds). Cambridge University Press, Cambridge p. 17-27.
- Bebber, D.P., Brown, N.D., Speight, M.R. (2004) Dipterocarp seedling population dynamics in Bornean primary lowland forest during the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation. *Journal of Tropical Ecology*, 20:11-19.
- Benard, R.B., Toft, C.A. (2008) Fine-scale spatial heterogeneity and seed size determine early seedling survival in a desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *Plant Ecology*, 194:195-205.
- Bewley, J.D., Black, M., (1994) *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York. 390p.
- Bewley, J.D. (1997) Seed germination and dormancy. *Plant cell*, 9:1055-1068.
- Black, J.N., Wilkinson, G.N. (1963) The role of time to emergence in determining the growth of individual plants in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Australian Journal of Agricultural Research*, 14: 628–638.
- Blomberg, S.P., Garland, T., Ives, A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57:717-745.
- Bloor, J.M.G., Grubb, P.J. (2003) Growth and mortality in high and low light: Trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology*, 9:77-85.
- Bond, W.J., Midgley, J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 45-51.
- Bongers, F., Popma, J., Meave Del Castillo, J., Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio*, 74:55-80.
- Boucher, D.H. (1981) Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia*, 49: 409-414.
- Boudreau, S., Lawes, M. J. (2008) Density- and distance-dependent seedling survival in a ballistically dispersed subtropical tree species *Philenoptera sutherlandii*. *Journal of Tropical Ecology*, 24:1-8.
- Brady, K.U, Kruckeberg, A.R., Bradshaw, H. (2005) Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual Review Ecology and Evolution System*, 36:243-266.
- Brando, P. M., Nepstad, D.C., Balch, J.K., Bolker, B. Christman, M. C, Coe, M, Putz, F. E. (2012) Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Global change biology*, 18: 630-641.

- Brasil Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. (2009) *Regras para análise de sementes. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília: Mapa/ACS, 399 p.*
- Brearley, F.Q., Proctor, J., Nagy, L., Dalrymple, G., Voysey, B.C. (2007) Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of ecology*, 95(4), 828-839.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences, *Annual of Forest Science.*, 63:625–644.
- Brodribb, T.J., Field, T.S. (2000) Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell and Environment*, 23:1381-1388.
- Brodribb, T.J., Holbrook, N.M., Gutierrez, M.V. (2002) Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell Environment*, 25, 1435–1444.
- Brunbjerg, A.K., Borchsenius, F., Eiserhardt, W.L., Ejrnæs, R., Svenning, J.C., (2012). Disturbance drives phylogenetic community structure in coastal dune vegetation. *Journal of Vegetation Science*. 23, 1082-1094.
- Bush, M.B., Miller, M.C., De Oliveira, P.E., Colinvaux, P.A. (2002) Orbital-forcing signal in sediments of two Amazonian lakes. *Journal of Paleolimnology* 27, 341e352.
- Butt, N., Malhi, Y., New, M., Macia, M., Lewis, S.L., Lopez-Gonzales, G., Laurance, W., Laurance, S., Luizão, R., Andrade, A., Baker, T.R., Almeida, S., Philips, O. L. (2012) Shifting dynamics of climate-functional groups in old-growth Amazonian forests. *Plant Ecology and Diversity*. DOI:10.1080/17550874.2012.715210.
- Byers, D.L., Platenkamp, G.A.J., Shaw, R.G. (1997) Variation in seed characters in *Nemophila menziesii*: evidence of a genetic basis for maternal effect. *Evolution*, 51:1445-1456.
- Cadotte, M.W., Cardinale, B.J., Oakley, T.H. (2008) evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proc natl acad sci Usa*, 105:17012-17017.
- Cahill, J., F. Jr., Kembe, S.W. I, Lamb, E.G., Keddy, P.A. (2008) Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspect. Plant Ecology Evolution System.*, 10:41-57.
- Campbell, D.G., Daly, D.C., Prance, G.T., Maciel, U.N. (1986) Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazonia. *Brittonia*, 38:369-393.
- Canham, C.D., LePage, P.T., Coates, K.D. (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, 34:778-787.

- Capinera, J.L. (1979) Qualitative variation in plants and insects: effect of propagule size on ecological plasticity. *American Naturalist*, 114:350-361.
- Carvalho, F.A., Nascimento, M.T. (2009) Estrutura diamétrica da comunidade e das principais populações arbóreas de um remanescente de Floresta Atlântica submontana (Silva Jardim-RJ). *Revista Árvore*, 33:327-337.
- Carvalho, N.M., Nakagawa, J. (1980) *Sementes. Ciência, tecnologia e produção*. Fundação Cargill, Campinas, 362p.
- Castilho, C.V., Magnusson, W.E., Araújo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima, A.P., Higuchi, N. (2006) Variation in aboveground tree live biomass in a Central Amazonian forest: effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234:85-96.
- Castro, J. (1999) Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytologist*, 144:153-161.
- Castro, R.D., Hilhorst, H.W.M. (2004) *Embebição e reativação do metabolismo*. In: A.G.Ferreira, F. Borghetti (orgs). *Germinação: do básico ao aplicado*. Artmed, Porto Alegre. 323p.
- Cavender-Bares, J., Wilczek, A. (2003) Integrating micro and macroevolutionary processes in community ecology. *Ecology*, 84:592-597.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A., Bazzaz, F.A. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, 163:823-843.
- Cavender-Bares, J., Keen, A., Miles, B. (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87: S109 - S122.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12:693-715.
- Chang, G., Xiao, Z.S., Zhang, Z.B. (2009) Hoarding decisions by Edward's long-tailed rats (*Leopoldamys edwardsi*) and South China field mice (*Apodemus draco*): The responses to seed size and germination schedule in acorns. *Behav. Processes*, 82:7-11.
- Chao, K.J., Phillips, O.L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., Martinez, R.V. (2008) Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology*, 96, 281-292.
- Chao, K.J., Phillips, O.L., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., Martinez, R.V. (2009) How do trees die? Mode of death in northern Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 20:260-268.
- Chapin, III, Randerson, F.S., McGuire, A.D., Foley, A.D., Field, J.A. (2008). Changing feedbacks in the climate-biosphere system. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6:313-320.
- Chaturvedi, R.K., Raghubanshi, A.S., Singh, J.S. (2011) Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 22:917-931.

- Chave, J., R ivera, B., Dubois, M.A. (2001) Estimation of biomass in a Neotropical forest of French Guiana: Spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology*, 17:79-96.
- Chave, J., Condit, R., Lao, S., Caspersen, J.P., Foster, R.B., Hubbell, S.P. (2003) Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of ecology*, 91:240-252.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., F olster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B., Ogawa, H., Puig, H., R iera, B., Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145: 87–99.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., ter Steege, H., Webb, C.O. (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16:2356-2367.
- Chidumayo, E.N. (2005). Effects of climate on the growth of exotic and indigenous trees in central Zambia. *Journal of Biogeography*, 32:111-120.
- Clark, D.A., Clark, D.B. (1992) Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, 62:315-344.
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J. (2001) Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11:356-370.
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Holland, E.A. (2001) Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, 11, 371–384
- Clark, D.A. (2002) Are tropical forests an important global carbon sink?: revisiting the evidence from long-term inventory plots. *Ecological Applications*, 12:3-7.
- Clark, D.A., Piper, S.C., Keeling, C.D., Clark, D.B. (2003) Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 100:5852–5857.
- Clark, D.A., Clark, D.B. (2010) Assessing tropical forests' climatic sensitivities with long-term data. *Biotropica* 43, 31-40.
- Clark, J.S., Bell, D., Chu, C., Courbaud, B., Dietze, M., Hersh, M., Hille, J., Lambers, R., Ib a nez, I., LaDeau, S., McMahon, S., Metcalf, J., Mohan, J., Moran, E., Pangle, L., Pearson, S., Salk, C., Shen, Z., Valle, D., Wyckoff, P. (2010) High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecological Monographs*, 80:569-608.
- Cochrane, M.A., Laurance, W.F. (2002) Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18:311-325.
- Cochrane, M.A., Alencar, M.D. Schulze, C. M. Souza, Jr., D.C. Nepstad, P. A. Lefebvre, E. A. Davidson. (1999) Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science*, 284:1832–1835.

- Colinvaux, P.A., Oliveira, P.E., Moreno, J.E., Miller, M.C., Bush, M.B. (1996) A long pollen record from lowland Amazonia: forest and colling in glacial times. *Science*, 274: 85–88.
- Condit, R., Hubbell, S.P., La Frankie, J.V., Sukumar, R., Manokaran, N., Foster R.B., Ashton, P.S. (1996) Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, 84:549-562.
- Condit, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B. (1996a) Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 7, 405–416
- Condit, R. (1998) Ecological implications of changes in drought patterns: shifts in forest composition in Panama. *Climatic Change*, 39:413–427.
- Condit, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B. (1995) Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecol. Monogr.* 65:419-439.
- Connell, J.H., Lowman, M.D. (1989) Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist*, 134:88-119.
- Conway, D. (1992) A comparison of soil parameters in monodominant and mixed forest in the Ituri Forest Reserve, Zaire. Tropical Environmental Science Honours Project. University of Aberdeen, Aberdeen. 132p.
- Conway, D., Alexander, I.J. (1992). Soil conditions under mono- dominant *Gilbertiodendron dewevrei* and mixed forest Ituri Forest Monodominance in *Dicymbe corymbosa* Reserve, Zaire. *Tropical Biology Newsletter*, Aberdeen University, n: 62.
- Coomes, D.A., Grubb, P.J. (2003) Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution*, 18:283-291.
- Cooper, A., Etherington, J.R. (1974) The vegetation of Carboniferous Limestone soils in South Wales I. Dolomitization, soil magnesium status and plant growth. *Journal of Ecology*, 6(2):179-190.
- Costa, F.C.R., Magnusson, W.E., Luizão, R.C. (2005) Mesoscale distribution of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93:863-878.
- Costa, F.R.C., Guillaumet, J.L., Lima, A., Pereira, O. (2009) Gradients within gradients: the mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20:69–78
- Couto-Santos, F.R. (2013) Dinâmica dos limites floresta-savana ao norte da Amazônia e suas implicações no acúmulo de biomassa e no estoque de carbono. Tese. INPA – Interações clima-biosfera na Amazônia. 116p.
- Crawley, M.J. (1992) *Seed predators and plant population dynamics*. In: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, p. 157-191.

- Curran, L.M., Caniago, I., Paoli, G.D. (1999) Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science*, 286:2184–2188.
- Curran, L.M., Webb, C.O. (2000) Experimental tests of the spatiotemporal scale of seed predation in mast-fruited Dipterocarpaceae. *Ecol. Monogr.*, 70:129-148.
- D'hondt, B., Hoffmann, M. (2010) A reassessment of the role of simple seed traits in survival following herbivore ingestion. *Plant biology*. doi:10.1111/j.1438-8677.2010.00335.x.
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Wotton, B.M. (2001) Climate change and forest disturbances, *Bioscience*, 51:723–734.
- Dalling, J.W., Harms, K.E., Aizprúa, R. (1997) Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panamá. *Journal of Tropical Ecology*, 13:481-490.
- Dalling, J.W., Hubbell, S.P., Silvera, K. (1998) Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *J. Ecol.*, 86:674-689.
- Dalling, J. W., Harms, K. E. (1999) Damage tolerance and cotyledonary resource use in the tropical tree *Gustavia superba*. *Oikos*, 85:257-264.
- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 1st edn. John Murray, London.
- Davies, T.J., Barraclough, T.G., Chase, M.W., Soltis, P.S., Soltis, D.E., Savolainen, V. (2004) Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101:1904-1909.
- Daws, M.I., Ballard, C., Mullins, C.E., Garwood, N.C., Murray, B., Pearson, T.R.H., Burslem, D.F. (2007) Allometric relationships between seed mass and seedling characteristics reveal trade-offs for neotropical gap- dependent species. *Oecologia*, 154:445-454.
- Degagne, R.S. (2007) *Examining The Distribution Of Dicycme corymbosa Monodominant Forests In Western Guyana Using Satellite Imagery*. A Thesis Presented to The Faculty of Humboldt State University. 136p.
- Degagne, R.S., Henkel, T.W., Steinberg, S.J., Fox, L. (2009) Identifying *Dicycme corymbosa* monodominant forest in Guyana using satellite imagery. *Biotropica*, 41:7-13.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N. (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13:1030-1040.
- Ding, Y., Zang, R., Letcher, S.G. (2012) Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 121:1263-1270.

- Domec, J.C., Warren, J.M., Meizner, F.C., Brooks, J.R., Coulombe, R. (2004) Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, 141:7-16.
- Dutra, S.A., Filho, S.M.; Diniz, F.O. (2008) Germinação de sementes de Albízia (*Albizia lebbbeck* (L.) Benth) em função da luz e do regime de temperatura. *Revista Caatinga*, 21:75-81.
- Eden, M.J., McGregor, D.F.M. (1989) *Maracá Rain Forest Project: Geography Report*. Royal Geographical Society, London.
- Engelbrecht, B.M.J., Kursar, T.A., Tyree, M.T. (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees-Structure and Function* 19: 312–321.
- Engelbrecht, B.M.J. Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L., Hubbell, S.P. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests, *Nature*, 447:80-82.
- Enquist, B.J., Leffler, A.J. (2001) Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: individualistic responses to climatic variation. *Journal of Tropical Ecology*, 17:41-60.
- Enquist, C.A.F. (2002) Predicted regional impacts of climate change on the geographical distribution of diversity of tropical forests in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 29, 519–534.
- Enquist, B.J., Enquist, C.A.F. (2011) Long-term change within a neotropical forest: assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. *Global Change Biology*, 17:1408-1424.
- Eriksson, O. (1999) Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis*. *Acta Oecologica*, 20:61-66.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61:1-10.
- Falster, D.S., Westoby, M. (2005) Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology*, 93:521-535.
- Fauset, S., Baker, T.R., Lewis, S.L., Feldpausch, T.R., Affum-Baffoe, K., Foli, E.G., Hamer, K.C., Swaine, M.D. (2012) Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. *Ecology Letters*, 15, 1120–1129.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39: 783-791.
- Fenner, M. (1985) *Seed ecology*. Chapman & Hall, New York, USA.
- Fenner, M., Thompson, K. (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge: University Press, 249 p.
- Fensham, R.J., Fairfax, R.J. (2007) Drought-related tree death of savanna eucalypts: species susceptibility, soil conditions and root architecture. *Journal of Vegetation Science*, 18:71–80.

- Ferry, B., Morneau, F., Bontemps, J.D., Blanc, L., Freycon, V. (2010) Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 98:106-116.
- Fischer, R., Armstrong, A., Shugart, H. H., Huth, A. (2014) Simulating the impacts of reduced rainfall on carbon stocks and net ecosystem exchange in a tropical forest. *Environmental Modelling & Software*, 52:200-206.
- Fine, P.V.A., Kembel, S.W. (2010) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34:552-565.
- Fonty, É., Molino, J.F., Prévost, M.F., Sabatier, D. (2011) A new case of neotropical monodominance in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 27:641-644.
- Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T.J., Cowling, R.M., Faith, D.P., Balmford, A., Manning, J.C., Proches, S., van den Bank, M., Reeves, G., Hedderson, T.A.J., Savolainen, V. (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 445:757-760.
- Foster, S.A. Janson, C.H. (1985) The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 66:773-780.
- Fragoso, J.M.V., Huffman, J. (2000) Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical mega-faunal element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology*, 16:369-385.
- Fragoso, J.M.V., Silvius, K.M., Correa, J.A. (2003) Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology*, 84:1998-2006.
- Franco, P. A., Weaver, P.L., Eggen-McIntosh, S. (1997) Forest resources of Puerto Rico, Resource Bulletin SRS-22, U.S. Forest Service Southern Research Station, Asheville, North Carolina.
- Frankie, G. W., Baker, H.B., Opler, P.A. (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62:881-919.
- Freitas, V.L.O., Alves, T.H.A., Lopes, R.M.F., Filho, J.P.L. (2009) Biometria de frutos e sementes e germinação de sementes de *Dimorphandra mollis* Benth. e *Dimorphandra wilsonii* Rizz. (Fabaceae - Caesalpinioideae). *Scientia Forestalis*, 37:27-35.
- Funes, G., Venier, P. (2006) Dormancy and germination in three Acacia (Fabaceae) species from central Argentina. *Seed Science Research*, 16:77-82.
- Furley, P.A., Ratter, J. A. (1994) *Soil and plant change at the forest-savanna boundary on Maracá Island*. In: Hemmings, J. (Ed.). The rainforest edge: plant and soil ecology of Maracá Island, Brazil. Manchester University Press, New York, p. 92-114.
- Gale, N., Barfod, A.S. (1999) Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15:415-436.

- Gale, N. (2000) The relationship between canopy gaps and topography in a western Ecuadorian rain forest. *Biotropica*, 32:653-661.
- Garwood, N.C. (1983) Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: A community study. *Ecol. Monogr.*, 53:159-181.
- Garwood, N.C. (1996) *Functional morphology of tropical tree seedlings*. In The ecology of tropical forest tree seedlings, Man & Biosphere Series – Vol. 18 (M. D. Swaine, ed.). UNESCO/Parthenon, Carnforth.
- Gatti, L.V., Gloor, M., Miller, J.B., Doughty, C.E., Malhi, Y., Domingues, L.G., Lloyd, J. (2014) Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. *Nature*, 506(7486):76-80.
- Gentry, A. H. (1982) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15:1-84.
- Gentry, A.H. (1988) Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of America*, 85:156-159.
- Gerard, P. (1960) *Etude Ecologique de la for & Dense a Gilbertiodendron dewevrei dans la Region de l'Uele*. INEAC (Inst. Natl. Etude Agron. Congo) Serie Scientifique 87. Brussels.
- Gibbons, J., Newbery, D. (2002) Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. *Plant Ecology*, 164:1-18.
- Gilbert, G. S. (2002) Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 40:13-43.
- Gitlin, A.R., Sthultz, C.M., Bowker, M.A., Stumpf, S., Paxton, K.L., Kennedy, K., Munoz, A., Bailey, J.K., Whitham, T.G. (2006) Mortality gradients within and among dominant plant populations as barometers of ecosystem change during extreme drought. *Conservation Biology* 20, 1477–1486.
- Gloor, M., R. J. W. Brienen, D. Galbraith, T. R. Feldpausch, J. Schöngart, J - L. Guyot, J. C. Espinoza, J. Lloyd, O. L. Phillips. (2013) Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophysical Research Letters*, 40(9):1729-1733.
- Gomez-Aparicio, L. (2008) Spatial patterns of recruitment in Mediterranean plant species: linking the fate of seeds, seedlings and saplings in heterogeneous landscapes at different scales. *J. Ecol.*, 96:1128-1140.
- Gonzalez, M.A., Roger, A., Courtois, E.A. (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology*, 98:137-146.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R. (1996) *Null Models in Ecology*. Smithsonian Inst. Press.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4:379-391.

- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L. (2001) *EcoSim: Null Models Software for Ecology*. Acquired Intelligence Inc. and Kelsey-Bear. Jericho, VT 05465.
- Green, J.J., Newbery, D.M. (2002) Reproductive investment and seedling survival of the mast-fruiting rain forest tree, *Microberlinia bisulcata* A. chev. *Plant Ecology*, 162:169-183.
- Green, P.T., Juniper, P.A. (2004) Seed mass, seedling herbivory and the reserve effect in tropical rainforest seedlings. *Functional Ecology*, 18:539-547.
- Griz, L.M., Machado, I.C.S. (2001) Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17:303-321.
- Groom, P.K. (2004) Rooting depth and plant water relations explain species distribution patterns within a sandplain landscape. *Functional Plant Biology*, 31:423-428.
- Grubb, P.J., Turner, I.M., Burslem, D.F.R.P. (1994) Mineral nutrient status of coastal hill dipterocarp forest and *Adinandra belukar* in Singapore: analysis of soil, leaves and litter. *Journal of Tropical Ecology*, 10:559-577.
- Guimarães, C.C., Faria, J.M.R., Oliveira, J.M., Silva, E.A.A. (2011) Avaliação da perda da tolerância à dessecação e da quantidade de DNA nuclear em sementes de *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taubert durante e após a germinação. *Revista Brasileira de Sementes*, 33:207-215.
- Guterman, Y. (2000) *Maternal effects on seeds during development*. In Fenner, M. (Ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed. Wallingford, CAB, p. 59-84
- Hallett, L.M., Standish, R.J., Hobbs, R.J. (2011) Seed mass and summer drought survival in a Mediterranean-climate ecosystem. *Plant Ecology*, 212:1479-1489.
- Hanley, M.E. (1998) Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1:191-205.
- Hanley, M.E., Fenner, M., Whibley, H., Darvill, B. (2004) Early plant growth: identifying the end point of the seedling phase. *New Phytologist*, 163:61-66.
- Hanley, M.E., Cordier, P.K., May, O., Kelly, C.K. (2007) Seed size and seedling growth: differential response of Australian and British Fabaceae to nutrient limitation. *New Phytologist*, 174:381-388.
- Hanzawa, F., Beattie, A.J., Culver, D. (1988) Directed dispersal: demographic analysis of an ant-dispersed mutualism. *American Naturalist*, 131:1-13.
- Hardy, O.J. (2008) Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96:914-926.
- Hardy, O.J., Coueron, P., Munoz, F., Ramesh, B.R., Pélissier, R. (2012) Phylogenetic turnover in tropical tree communities: impact of environmental filtering, biogeography and mesoclimate niche conservatism. *Global Ecology and Biogeography*, 21:1007-1016.

- Harms, K.E., Dalling, J.I. (1997) Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology*, 13:617-621.
- Harms, K.E., Dalling, J. W. (2000) A bruchid beetle and a viable seedling from a single diaspore of *Attalea butyracea*. *Journal of Tropical Ecology*, 16:319-325.
- Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B. (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89:947-959
- Harper, J. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.
- Hart, T.B., Hart, J.A., Murphy, P.G. (1989) Monodominant and species-rich forests in the humid tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist*, 133:613-633.
- Hart, T.B. (1990) Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 5:6-11.
- Hart, P.J. (2012) Patterns of tree mortality in a monodominant tropical forest. *Tropical Forests*. P. Sudarshana (Ed.) ISBN: 978-953-51-0255-7
- Harvey, P.H., Pagel, M.D. (1991) *The comparative method in evolutionary biology* Oxford University Press, Oxford. 239P.
- Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Skrumsager Moller, I., White, P. (2012) *Functions of macronutrients*. In: Marschner P (ed) Mineral nutrition of higher plants; 3rd edn. Elsevier Ltd., p 135–189.
- He, T., Pausas, J.G., Belcher, C.M., Schwilk, D.W., Lamont, B.B. (2012) Fire-adapted traits of *Pinus* arose in the highly flammable Cretaceous. *New Phytol.* doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04079.x
- Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K., Ives, A.R. (2007) Phylogenetic measures of biodiversity. *American Naturalist*, 169:68-83.
- Hemming, J. (1994) *The rainforest edge: plant and soil ecology of Maraca Island, Brazil*. Manchester University Press, Manchester, UK. 186P.
- Henkel, T.W. (2003) Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpiniaceae) from Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, 19:417-437.
- Henkel, T.W., Mayor, J.R., Woolley, L.P. (2005) Mast fruiting and seedling survival of the ectomycorrhizal, monodominant *Dicymbe corymbosa* (Caesalpiniaceae) in Guyana. *New Phytologist* 167:543-556.
- Herchi, W., Trabelsi, H., Salah, H. Ben, Zhao, Y. Y., Boukhchina, S., Kallel, H., Curtis, J. M. (2012) Changes in the triacylglycerol content of flaxseeds during development using liquid chromatography-atmospheric pressure photoionization mass spectrometry (LC-APPI-MS). *African Journal of Biotechnology*, 11(4):904–911.
- Hereford, J., Moriuchi, K.S. (2004) Variation among populations of *Diodia teres* (Rubiaceae) in environmental maternal effects. *Journal of Evolutionary Biology*, 18:124-131.

- Hermansen, L.A., Duryea, M.L., West, S.H., White, T.L., Malavasi, M.M. (2000) Pretreatments to overcome seed coat dormancy in *Dimorphandra mollis*. *Seed Science and Technology*, 28:581-595.
- Higuchi, N., Chambers, J., Santos, J., Ribeiro, R.J., Pinto, A.C.M., Silva, R.P., Rocha, R.M., Tribuzy, E.S. (2004) Dinâmica e balanço do carbono da vegetação primária da Amazônia Central. *Floresta*, 34:295-304.
- Hill, M.O., Gauch, H.G. (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42:47-58.
- Holdridge, L.R., Grenke, W.C., Hatheway, W.H., Liang, T., Tosi, J.A. (1971) *Forest Environments in Tropical Life Zones*, Pergamon Press, Oxford. 326p.
- Holdsworth, A. R., Uhl, C. (1997) Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potential for fire reduction. *Ecological Applications*, 7(2): 713-725.
- Houghton, R. A., Lawrence, K.L., Hackler, J.L., Brown, S. (2001) The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: A comparison of estimates. *Global Change Biology*, 7:731-746.
- Houghton, R.A. (2005) Above ground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology*, 11:945-958.
- Howe, H.F., Smallwood, J. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:201-228.
- Hubbell, S.P., He, F., Condit, R., Borda-de-Água, L., Kellner, J., ter Steege, H. (2008) How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105:11498-11504.
- Hughes, L., Westoby, M. (1992) Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, 1285-1299.
- Hulme, P.E. (1998) Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography. *Perspectives in Plant Ecology, Systematics, and Evolution*, 1:32-46.
- Hulme, P.E., Benkman, C.W. (2002) *Granivory*. In. C. A. Herrera, and O. Pellmyr, editors. Plant– animal interactions: an evolutionary approach. Blackwell Publishing, Oxford, UK, p, 132-154.
- Hulme, P.E., Kollmann, J. (2005) *Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective*. In. P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, and S. B. Vander Wall, editors. Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. CABI Publishing, Oxfordshire, p. 9-30.
- Huntingford, C., Zelazowski, P., Galbraith, D., Mercado, L.M., Sitch, S., Fisher, R., Lomas, M. 2013. Simulated resilience of tropical rainforests to CO2-induced climate change. *Nature Geoscience*, 6: 4, 268-273.
- Huston, M.A., Smith, T. (1987) Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*, 130:168-198.

- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Oyama, K. (2001) Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany*, 88(10):1801-1812.
- Ims, R.A. (1990) On the adaptive value of reproductive synchrony as a predator-swamping strategy. *American Naturalist*, 136:485-498.
- IPCC (2013) Summary for policymakers. In: Stocker TF, QinD, Plattner G-K, TignorM, Allen SK, Boschung J, NauelsA, XiaY, Bex V, Midgley PM(eds) Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Ithoh, A. (1995) Effects of forest floor environment on germination and seedling establishment of two Bornean rainforest emergent species. *Journal of Tropical Ecology*, 11:517–527.
- Jacobsen, A. L., Pratt, R.B., Ewers, R.V., Davis, S.D. (2007) Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs* 77(1): 99-115.
- Jacquemyn, H., Butaye, J., Hermy, M. (2001) Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, 28(6):801–812.
- Janzen, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2:465-492.
- Janzen, D.H. (1974) Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6: 69-103.
- Janzen, D.H. (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7:347-391.
- Janzen, D.H. (1977) Promising directions of study in tropical animal-plant interactions. *Annual Missouri Botanic Garden*, 64:706-736.
- Jentsch, A., Kreyling, J., Beierkuhnlein, C. (2007) A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5:365-374.
- Jirka, S, McDonald, A.J., Johnson, M.S., Feldpausch, T.R., Couto, E.G., Riha, S.J. (2007) Relationships between soil hydrology and forest structure and composition in the southern Brazilian Amazon. *Journal of Vegetation Science*, 18:183-194.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B. (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104:864-869.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., Muller, S. (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98:1134-1140.
- Kaliangile I, Grabe DF (1988) Seed maturation in *Cuphea*. *J. Seed. Technol.* 12: 107-113.

- Keeley, J.E., Zedler, P.H. (1978) Reproduction of Chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *American Midland Naturalist*, 99:142–161.
- Keeley, J.E., Bond, W.J., Bradstock, R.A., Pausas, J.G., Rundel, P.W. (2011) *Fire in Mediterranean Ecosystems*. Ecology, Evolution and Management. Cambridge University Press, Cambridge. 522p.
- Keeley, J.E., Bond, W.J., Bradstock, R.A., Pausas, J.G., Rundel, P.W. (2012) *Fire in Mediterranean ecosystems*. Ecology, evolution and management. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in ecology and evolution*, 9:465-470.
- Kelly, D., Sork, V.L. (2002) Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review Ecology System*, 33:427-447.
- Kembel, S.W., Hubbell, S.P. (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87:S86-S99.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Webb, C.O. (2013) Picante: phylocom integration, community analyses, null-models, traits and evolution in R. v. 2.0. <http://picante.r-forge.r-project.org/>.
- Kent, M., Coker, P. (1992) *Vegetation description and analysis: a practical approach*. John Wiley & Sons, Chichester, United Kingdom.
- Kitajima, K., Augspurger, C.K. (1989) Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigali versicolor*. *Ecology*, 70:1102-1114.
- Kitajima, K., Fenner, M. (2000) Ecology of seedling regeneration. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. In: Turner, I.M. The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest. 2nd ed (ed M. Fenner), Cambridge University Press. Cambridge, p. 331-359.
- Kitajima, K., Poorter, L. (2008) *Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees*. In: W. P. Carson and S. A. Schnitzer, editors. Tropical forest community ecology. Blackwell, Oxford, UK, p. 172–188.
- Klein, J., Zucareli, V., Kestring, D., Camilli, L., Rodrigues, J.D. (2007) Efeito do Tamanho da Semente na Emergência e Desenvolvimento Inicial de Mudas de Pitangueira (*Eugenia uniflora* L.). *Revista Brasileira de Biociências*, 5:861-863.
- Korning, J., Balslev, H. (1994) Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science*, 4:77-86.
- Krannitz, P.G. (1997) Seed weight variability of antelope bitterbrush (*Purshia tridentata*: Rosaceae). *American Midland Naturalist*, 138:306-321.
- Lal, R., Kimble, J.M., Stewart, B.A. (2000) *Global Climate Change and Tropical Ecosystems*. CRC Press, New York.
- Lankau, R.A., Strauss, S.Y. (2008) Community complexity drives patterns of natural selection on a chemical defense of *Brassica nigra*. *American Naturalist*, 171:150-161.

- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamônica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-De Merona, J.M., Chambers, J.Q., Gascon, C.Q. (1999) Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118:127-138.
- Lawrence, D. (2005) Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of southern Mexico. *Biotropica*, 37:561-570.
- Lee, D.W., Baskaran, K., Mansor, M., Mohamad, H., Yap, S.K. (1996) Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology*, 77:568-580.
- Leighton, M., Wirawan, N. (1986) *Catastrophic drought and fire in Borneo tropical rainforest associated with the 1982–1983 El Niño Southern Oscillation event*. In: Tropical Forests and the World Atmosphere, AAAS Selected Symposium 101 (ed. Prance GT), Westview Press Boulder, Colorado. p. 75-101.
- Leishman, M.R., Westoby, M. (1994) The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions experimental evidence from semiarid species. *Journal of Ecology*, 82:249-258.
- Leishman, M.R.W., Moles, I.J., Westoby, A.T.M. (2000) *The evolutionary ecology of seed size*. In Fenner, M. (Ed.), *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities* (2nd Edn), Wallingford, UK: CAB International, p. 358-416.
- Leps, J., Smilauer, P. (2005) *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, 284p
- Lewis, S.L., Tanner, E.V.J. (2000) Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology*, 81, 2525– 2538
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lloyd, J., Malhi, Y., Almeida, S., Higuchi, N., Laurance, W.F., Neill, D.A., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Torres Lezama, A., Vásquez Martínez, R., Brown, S., Chave, J., Kuebler, C., Núñez Vargas, P., Vinceti, B. (2004) Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 359:421-436.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Baker, T.R. (2006) Impacts of global atmospheric change on tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 21, 173-174.
- Lewis, S.L., Brando, P.M., Phillips, O.L., van der Heijden, G.M.F., Nepstad, D. (2011) The 2010 Amazon drought. *Science* 331:554.
- Li, W., Fu, R., Negra Juarez, R.I., Fernandes, K. (2008) Observed Change of the Standardized Precipitation Index, Its Potential Cause and Implications to Future Climate in the Amazon Region. *Philosophical Transaction of the Royal Society: Climate Change and the Fate of the Amazon*, 363:1767-1772.
- Lieberman, D. (1996) *Demography of tropical tree seedlings: a review*. In: Swaine M.D. (ed.), *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO/Parthenon, Paris and Carnforth, UK, p. 131–138.

- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G., Peralta, R. (1985) Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 73:505-516.
- Lima, H.C. (2012) Peltogyne in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB078750>).
- Lima, J.F., Peixoto, C.P., Ledo, C.A.S. (2007) Índices fisiológicos e crescimento inicial de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em casa de vegetação. *Ciência e agrotecnologia*, 31(5):1358-1363.
- Lima, S.M.P. (2004) Efeitos de tempos e temperaturas de condicionamento sobre a qualidade fisiológica de sementes de cafeeiro (*Coffea arabica*, L.) sob condições ideais de estresse térmico. *Ciência Agrotécnica*, 28(3):505-514.
- Lloret, F., Siscart, D., Dalmases, C. (2004) Canopy recovery after drought dieback in holm-oak mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology*, 10:2092-2099.
- Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B., Ackerly, D.D. (2009) The velocity of climate change. *Nature* 462: 1052–1057.
- Lord, J., Westoby, M., Leishman, M. (1995) Seed size and phylogeny in six temperate floras – constraints, niche conservatism, and adaptation. *American Naturalist*, 146:349-364.
- Losos, J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11:995-1007.
- Louda, S.M. (1989) *Predation in the dynamics of seed regeneration. Ecology of Soil Seed Banks* (eds M.A. Leck, V.T. Parker & R.L. Simpson), Academic Press, New York. p. 25–51.
- Lusk, C.H., Falster, D.S.C., Jara-Vergara, K., Jimenez-Castillo, M., Saldana-Mendoza, A. (2008) Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Funct. Ecol.* 22:454–459.
- Mack, A.L. (1998) The potential impact of small-scale physical disturbance on seedlings in a Papuan rainforest. *Biotropica*, 30:547-552.
- Maguire, J.D. (1962) Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigour. *Crop Science*, 2:176-177.
- Magurran, A.E. (2004) *Measuring biological diversity*. Oxford, Blackwell Science, 256p.
- Maisels, F. (2004) Defoliation of a monodominant rain-forest tree by a noctuid moth in Gabon. *Journal of Tropical Ecology*, 20:239-241.
- Malhi, Y., Grace, J. (2000) Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:332-337.
- Malhi, Y., Baker, T.R., Phillips, O.L., Almeida, S., Alvarez, E., Arroyo, L., Chave, J., Czimczik, C.I., Di Fiore, A., Higuchi, N. (2004) The above-ground coarse woody productivity of 104 neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10:563–591.

- Malhi, Y., Aragão, L.E.O.C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., Meir, P. (2009) Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106:20610-20615.
- Manes, F., Vitale, M., Donato, E., Giannini, M., Puppi, G. (2006) Different ability of three Mediterranean oak species to tolerate progressive water stress. *Photosynthetica*, 44:387-393.
- Maranon, T., Grubb, P.J. (1993) Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology*, 7:591-599.
- Marengo, J.A. (2004) Interdecadal variability and trends of rain- fall across the Amazon basin. *Theoretical and Applied Climatology* 78:79-96.
- Marengo, J.A., Nobre, C.A., Tomasella, J., Oyama, M.D., de Oliveira, G.S., de Oliveira, R., Camargo, H., Alves, L.M., Brown, I.F. (2008) The drought of Amazonia in 2005. *Journal of Climatology* 21:495-516.
- Marimon, B.S., Felfili, J.M., Haridasan, M. (2001) Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: I. A forest of *Brosimum rubescens* Taub.. *Edinburgh Journal of Botany*, 58:123-137.
- Marimon, B.S. (2005) *Dinâmica de uma floresta monodominante de Brosimum rubescens Taub. e comparação com uma floresta mista em Nova Xavantina-MT*. 250 p. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade de Brasília, Brasília-DF.
- Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Franczak, D.D., Oliveira, E.A., Maracahipes, L. (2014) Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-savanna transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology and Diversity*, 7:281-292.
- Maron, J.L., Crone, E., (2006) Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings Royal Society Botanic* 273, 2575-2584.
- Martijena, N.E. (1998) Soil properties and seedling establishment in soils from monodominant and high-diversity stands of the tropical deciduous forests of Mexico. *Journal of Biogeography*, 25:707-719.
- Martini, J.M. (1998) *Aspects of the Geology of Ilha de Maracá*. In: The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest. William Milliken James and A. Ratter (Ed.), p. 13-23.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., Vesk, P.A., (2010) What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19:423-431.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.*, 13:1085-1093.

- Maza-Villalobos, S., Poorter L., Martínez-Ramos, M. (2013) Effects of ENSO and Temporal Rainfall Variation on the Dynamics of Successional Communities in Old-Field Succession of a Tropical Dry Forest. *PLoS one* 8.12: e82040.
- Mccune, B., Mefford, M.J. (1999) *PC-ORD - Multivariate analysis of ecological data*, Version 4. MJM Software Design, Gleneden Beach.
- McDonald, M.B. (2000) *Seed priming*. In: M. Black and J.D. Bewley (eds.), *Seed technology and its biological basis*. Sheffield Academic Press, Sheffield, UK.
- Mcginley, M.A., Temme, D.H., Geber, M.A. (1987) Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *American Naturalist*, 130:370-398.
- McGuire, K. L. (2007) Recruitment dynamics and ectomycorrhizal colonization of *Dicymbe corymbosa*, a monodominant tree in the Guiana Shield. *J. Trop. Ecol.*, 23(03): 297-307.
- Meir, P., Metcalfe, D.B., Costa, A.C.L., Fisher, R.A. (2008) The fate of assimilated carbon during drought: impacts on respiration in Amazon rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B—Biological Sciences* 363: 1849–1855.
- Mejia-Dominguez, N.R., Meave, J.A., Diaz-Avalos, C., Gonzalez, E.J. (2011) Individual canopy-tree effects on their immediate understory micro-site and sapling community dynamics. *Biotropica*, 43:572-581.
- Mendez, M. (1997) Sources of variation in seed mass in *Arum italicum*. *International Journal of Plant Sciences*, 158:298-305.
- Mendoza, E. (2005) Consecuencias ecológicas de la defaunación en selvas tropicales de México. Ph.D. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, D.F., Mexico.
- Metz, M.R., Sousa, W.P., Valencia, R. (2010) Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, 91:3675-3685.
- Mews, H.A., Marimon, B.S., Pinto, J.R.R., Silvério, D.V. (2011) Dinâmica estrutural da comunidade lenhosa em floresta estacional semidecidual na transição cerrado-floresta amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 25:845-857.
- Meyer, S.E., Carlson, S.L. (2001) Achene mass variation in *Ericameria nauseosus* (Asteraceae) in relation to dispersal ability and seedling fitness. *Functional Ecology*, 15:274-281.
- Milliken, W., Ratter, J.A. (1989) *The Vegetation of the Ilha de Maracá. First report of the vegetation survey of the Maracá Rainforest Project* (INPA/SEMA/ RGS). Royal Botanic Garden, Edinburgh, Escócia.
- Moles, A.T., Westoby, M. (2004) Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92:384-396.
- Montgomery, R.A., Chazdon, R.L. (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131:165-174.

- Moran, E.F., Adams, R., Bakoyéma, B., Fiorini, S., Boucek, B. (2006) Human strategies for coping with El Niño related drought in Amazônia. *Clim Chang* 77:343–361.
- Mueller, R.C., Scudder, C.M., Porter, M.E., Talbot Trotter, R., Gehring, C.A., Whitham, T.G. (2005) Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*, 93(6), 1085-1093.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H. (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York: John Wiley & Sons.
- Nakagawa, M. Tanaka, K., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., Kato, T., Maeda, T., Seng, L. H. (2000) Impact of severe drought associated with the 1997–1998 El Nino in a tropical forest in Sarawak. *J. Trop. Ecol.*, 16, 355–367.
- Nakashizuka, T., Katsuki, T., Tanaka, H. (1995) Forest canopy structure analyzed by using aerial photographs. *Ecological Research*, 10:13-18.
- Nascimento, M.T., Proctor, J. (1996) Seed attacks by beetles and leaf-cutter ants on *Peltogyne gracilipes* Ducke (Caesalpiniaceae) on Maracá Island, Brazilian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 12:723-727.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., Villela, D.M. (1997) Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 54:1-38.
- Nascimento, M.T., Proctor, J. (1997a) Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6(5):387-395.
- Nascimento, M.T. Proctor, J. (1997b) Population dynamics of five tree species in a monodominant forest and two other forest types on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 94:115-128.
- Nascimento, M.T.; Felfili, J.M.; Oliveira-filho, A.T.; Fontes, M.A.L.; França, J.T.; Hay, J.; Gribel, R. (2000) O efeito do fogo nas florestas. *Ciência hoje*, 27(159):40-43.
- Nascimento, M.T.; Proctor, J. (2001) Leaf herbivory on three tree species in a monodominant and two other terra firme forests on Maracá island, Brazil. *Acta Amazonica*, 31(1): 27-38.
- Nascimento, M.T., Barbosa, R.I., Villela, D.M., Proctor, J. (2007) Aboveground live biomass changes over an 11-year period in Amazon monodominant forest and two other lowland forests. *Plant Ecology*, 192:181-191.
- Nascimento, M.T., Villela, D.M. (2010) *As florestas de Roraima e o paradigma da monodominância de Peltogyne*. In: Barbosa, R.I., Melo, V.F (Eds) Roraima: Homem, Ambiente e Ecologia. Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, p. 283-289.
- Nascimento, M.T., Carvalho, L.C.S, Barbosa, R.I., Villela, D.M. (2014) Variation in floristic composition, demography and above-ground biomass over a 20-year period in an Amazonian monodominant forest and two other lowland forests. *Plant Ecology & Diversity*, 7:293-303.

- Nathan, R., Katul, G.G., Horn, H.S., Thomas, S.M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S.W., Levin, S.A. (2002) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418:409-4013.
- Nepstad, D.C., Moreira, A.G., Alencar, A.A.A (1999) *floresta em chamas: origens, impactos e prevenção de fogo na Amazônia*. Brasília: Programa Piloto para a Proteção das Florestas Tropicais do Brasil.
- Nepstad, D. C., Moutinho, P., Dias-Filho, M. B., Davidson, E., Cardinot, G., Markewitz, D., Figueiredo, R., Vianna, N., Chambers, J., Ray, D., Guerreiros, J. B., Lefebvre, P., Sternberg, L., Moreira, M., Barros, L., Ishida, F. Y., Tohver, I., Belk, E., Kalif, K., Schwalbe, K. (2002) The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research* 107(D20): 53, 1– 18
- Nepstad, D.C., Lefebvre, P., da Silva, U.L., Tomasella, J., Schlesinger, P., Solorzano, L., Moutinho, P., Ray, D., Benito, J.G. (2004) Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. *Glob Chang Biol*, 10(5):704-717. doi:10.1111/j.1529-8817.2003.00772.x.
- Nepstad, D.C., Tohver, I.M., Ray, D., Moutinho, P., Cardinot, G. (2007) Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, 88:2259-2269.
- Newbery, D.M., Lingenfelder, M., (2009) Plurality of tree species responses to drought perturbation in Bornean tropical rain forest. *Plant Ecology*, 201:147-167.
- Nierner, E. (1972) Climatologia da Região Norte. *Revista Brasileira de Geografia*, 34(3):124-153.
- Nogueira, F.B.C, Pinheiro, C.L., Filho, S.M., Maria, D. (2014) Seed germination and seedling development of *Anadenanthera colubrina* in response to weight and temperature conditions. *Journal of Plant Science*, 2(1):37-42.
- Nortcliff, S., Robison, D. (1998) *The Soils of the Ilha de Maracá*. In: Milliken, W.; Ratter, J.A. (Eds). *The Biodiversity & Environment of an Amazonian Rainforest*. Inglaterra, John Wiley & Sons. p. 47-70.
- Nunes, Y.R.F., Mendonça, A.V.R., Botezelli, L., Machado, E.L.M., Oliveira-Filho, A.T. (2003) Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de Floresta Semidecidual em Lavras, MG. *Acta Bot. Bras.*, 17(2):213-229.
- O'Brien, T.P., Shprits, Y.Y., Moldwin, M.B. (2008) Eigenmode analysis of pitch-angle diffusion of energetic electrons in the outer zone. *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics* 70(14): 1738-1744
- O'Hanlon-Manners, Kotanen, D.L. (2006) Losses of seeds of temperate trees to soil fungi: effects of habitat and host ecology. *Plant Ecology*, 187:49-58.
- Oliveira, A.A., Mori, S.A. (1999) A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation*, 8:1219-1244.

- Oliveira, L.M., Bruno, R.L.A., Silva, K.R.G., Alves, E.U., Silva, G.Z., Andrade, A.P. (2011) Qualidade fisiológica de sementes de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. durante o 495 armazenamento. *Revista Brasileira de Sementes* 33, 289-298.
- Oliveira-Filho, A.T. (2010) *TreeAtlas 2.0, Flora arbórea da América do Sul cisandina tropical e subtropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação*. UFMG (<http://www.icb.ufmg.br/treetlan/>).
- Osunkoya, O.O., Ash, J.E., Graham, A.W., Hopkins, M.S. (1994) Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology*, 82:149-163.
- Pakeman, R.J., Digneffe, G., Small, J.L. (2002) Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology*, 90:296-304.
- Pangou, S.V., Maury-Lechon, G., Moutanda, A. (2003) Monodominant forests of *Aucoumea klaineana* and *Terminalia superba* in the chaillu forest (sw congo, africa). *Polish Botanical Journal*, 48(2):145-162.
- Pausas, J.G. (2004) Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin). *Climatic Change*, 63:337-350.
- Paz, H., Martínez-Ramos, M. (2003) Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology*, 84:439-450.
- Pearcy, R.W., Sims, D.A. (1994) *Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant*. In: Caldwell, M.M., Pearcy, R.W. (eds) *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, p. 145-174.
- Peco, B., Laffan, S.W., Moles, A.T. (2014) Global patterns in post-dispersal seed removal by invertebrates and vertebrates. *PLoS One*, 9(3) e91256.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T. A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11:1633-1644.
- Peh, K.S.H., Lewis, S.L., Lloyd, J. (2011a) Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *Journal of Ecology*, 99(4):891-898.
- Peh, K.S.H., Sonke, B., Lloyd, J., Quesada, C.A., Lewis, S.L. (2011b) Soil does not explain monodominance in a central African tropical forest. *PLoS One*, doi:10.1371/journal.pone.0016996.
- Pereira, S.R., Giraldeoli, G.R., Laura, V.A., Souza, A.L.T. (2011) Tamanho de frutos e de sementes e sua influência na germinação de jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa* var. *stigonocarpa* Mart. ex Hayne, Leguminosae - Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Sementes*, 33:141-148.
- Pessoa, R.C., Matsumoto, S.N., Moraes, O.M., Do Vale, R.S., Lima, J.M. (2010) Germinação e maturidade fisiológica de sementes de *Piptadenia viridiflora* (Kunth.) Benth relacionadas a estádios de frutificação e conservação pós-colheita. *Revista Árvore*, 34:617-625.

- Pezzini, F.F., Melo, P.H.A., Oliveira, D.M.S., Amorim, R.X., Figueiredo, F.O.G., Drucker, D.P., Rodrigues, F.R.O., *et. al.* (2012) Eds.: Vegetation databases for the 21st century. *Biodiversity & Ecology* DOI: 10.7809/b-e.00083.
- Phillips, O.L., Gentry, A.H. (1994) Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 263:954-958.
- Phillips, O.L. (1996) Long-term environmental change in tropical forests: increasing tree turnover. *Environmental Conservation*, 23:235-248.
- Phillips, O.L., Malhi, Y., Higuchi, N., Laurence, W.F., Núñez, P.V., Vásquez, R.M., Laurence, S.G., Ferreira, L.V, Stern, M., Brown, S., Grace, J. (1998) Changes in the Carbon Balance of Tropical Forests: Evidence from Long-Term Plots. *Science* 282:439-442.
- Phillips, O.L., Malhi, Y., Vinceti, B., Baker, T., Lewis, S.L., Higuchi, N., Laurance, W.F., Vargas, P.N., Martinez, R.V., Laurance, S., Ferreira, L.V., Stern, M., Brown, S., Grace, J. (2002 a) Changes in growth of tropical forests: Evaluating potential biases. *Ecological Applications*, 12:576-587.
- Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., Arroyo, L., Baker, T.R., Killeen, T., Lewis, S.L., Malhi, Y., Monteagudo, Mendoza, A., Neill, D., Núñez Vargas, P., Alexiades, M., Cerón, C., Di Fiore, A., Erwin, T., Jardim, A., Palacios, W., Saldias, M., Vinceti, B. (2002b) Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, 418:770-774.
- Phillips, O.L., Baker, T.R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Núñez, P., Vargas, P., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J.A., Czimczik, C.I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.N., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Saldias, M., Torres, Lezama, A., Vinceti, B. (2004) Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359:381-407.
- Phillips, O.L., Lewis, S.L., Baker, T.R., Chao, K.J., Higuchi, N. (2008) The changing Amazon Forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363:1819-1827.
- Phillips, O.L., Aragao, L.E.O.C., Lewis, S.L.. (2009) Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323, 1344–1347.
- Phillips, O.L., van der Heijden, G., Lewis, S.L., López-González, G., Aragão, L.E.O.C., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Almeida, S., Dávila, E.A., Amaral, I., Andelman, Andelman, S., Andrade, A., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Blanc, L., Bonal, D., Oliveira, A.C.A., Chao, K.J., Cardozo, N.D., Costa, L., Feldpausch, T.R., Fisher, J.B., Fyllas, N.M., Freitas, M.A., Galbraith, D., Gloor, E., Higuchi, N., Honorio, E., Jiménez, E., Keeling, H., Killeen, T.J., Lovett, J.C., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Vargas, P.N., Patiño, S., Peh, K.S.H., Cruz, A.P., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez, H., Rudas, A., Salamão, R., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Slik, J.W.F., Sonké, B., Thomas, A.S., Stropp, J., Taplin, J.R.D., Vásquez, R., Vilanova, E.,

2010. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytol.* 187:631-646.
- Pires, J.M., Prance, G.T. (1977) *The Amazon forest: a natural heritage to be preserved*. In *Extinction is forever- Threatened and endangered species of plants in the Americas and their significance in ecosystems today and in the future* (G. T. Prance & E. S. Elias, eds.). Proceedings of a symposium held at the New York Botanical Garden, New York, p. 158-194.
- Platenkamp, G.A., Shaw, R.G. (1993) Environmental and genetic maternal effects on seed characters in *Nemophila mensiesii*. *Evolution*, 47:540-555.
- Poorter, L., Rose, S.A. (2005) Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, 142:378-387.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manriquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H., Pena-Claros, M., Webb, C.O., Wright, I.J. (2008) *Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests*. *Ecology*, 81:1908-1920.
- Pratt, R.B., Ewers, F.W., Lawson, M.C., Jacobsen, A.L., Brediger, M., Davis, S.D. (2005) Mechanisms for tolerating freeze-thaw stress of two evergreen chaparral species: *Rhus ovata* and *Malosma laurina* (Anacardiaceae). *American Journal of Botany*, 92:1102-1113.
- Proctor, J. (1970) Magnesium as a toxic element. *Nature*, 227:742-743.
- Proctor, J., Woodell, R.J. (1975) The ecology of serpentine soils. *Advances in Ecological Researches*, 9:256-366.
- Proctor, J., Phillipps, C., Duff, G.K., Heaney, A., Robertson, F.M. (1989) Ecological Studies on Gunung Silam, a Small Ultrabasic Mountain in Sabah, Malaysia. II. Some Forest Processes. *Journal of Ecology*, 77:317-331.
- Pyke, C.R., Condit, R., Aguilar, S., Lao, S. (2001) Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science*, 12:553-566.
- Qian, H., Jiang, L. (2014) Phylogenetic community ecology: integrating community ecology and evolutionary biology. *Journal of Plant Ecology*, doi:10.1093/jpe/rtt077
- Quesada, C. A., Lloyd, J., Schwarz, M., Baker, T.R. Phillips, O.L., Patino, S., Czimczik, C., Hodnett, M.G., Herrera, R., Arneeth, A., Lloyd, G., Malhi, Y., Dezzeo, N., Luizão, F.J., Santos, A.J.B., Schmerler, J., Arroyo, L., Silveira, M., Priante Filho, N., Jimenez, E.M., Paiva, R., Vieira, I., Neill, D.A., Silva, N., Peñuela, M.C. (2012) Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosci Discuss*, 6:3993-4057.
- Quigley, M.F., Platt, W.J. (2003) Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. *Ecological Monographs*, 73:87-106.

- RADAMBRASIL, (1975) Levantamento de Recursos Naturais, vol. 8. Ministério das Minas e Energia, Rio de Janeiro, Brazil
- Rankin-de-Merona, J.M., Hutchings, R.W., Lovejoy, T.E. (1990) *Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rain forest of the central Amazon*. In: Four Neotropical Rainforests. Gentry, A. H. New Haven e Londres, Yale University Press, p. 573-584.
- Read, J., Hallam, P., Cherrier, J. (1995) The anomaly of monodominant tropical rainforests: some preliminary observations in the *Nothofagus*-dominated rainforests of New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology*, 11:359-389.
- Read, J., Hope, G.S. (1996) *Ecology of Nothofagus forests of New Guinea and New Caledonia*. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests (ed. by T.T. Veblen, R.S. Hill and J. Read), Yale University Press, New Haven, p. 200–256.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. (1997) From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 94:13730-13734.
- Richards P W. 1996. The tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R. (2010) Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *PNAS*, 107:(4):1265-1272.
- Rios, J.J., Lochlainn, S.O., Devonshire, J., Graham, N.S., Hammond, J.P., King, G.J., Broadley, M.R. (2012) Distribution of calcium (Ca) and magnesium (Mg) in the leaves of *Brassica rapa* under varying exogenous Ca and Mg supply. *Annals of Botany*, 109(6):1081–1089.
- Rivera, G., Borchert, R. (2001) Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology*, 21(4), 201-212.
- Robson, D.M., Nortcliff, S. (1991) Os solos da reserva de Maracá, Roraima: segunda aproximação. *Acta Amazonica* 21:409-424.
- Rodrigues, A.S.L., Gaston, K.J. (2002) Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biology and Conservation*, 105:103- 111.
- Rollet B. (1974) *L'architecture des forêts denses humides semper- virentes de plaine*. Centre Technique Forestier Tropical (France): Nogentsur-Marne.
- Römermann, C., Dutoit, T., Poschlod, P., Buisson, E. (2005) Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biology and Conservation*, 121:21-33.
- Romero, C. Bolker, B.M. (2008) Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Canadian Journal of Forest Research*, 38:611-618.
- Rood, S.B., Patiño, S., Coombs, K. (2000) Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees* 14:248–257.

- Ross, M.A., Harper, J.L. (1972) Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology*, 60:70-88.
- Rowland, L., Hill, T.C., Stahl, C., Siebicke, L., Burban, B., Zaragoza-Castells, J., Ponton, S., Bonal, D., Meir, P., Williams, M. (2014) Evidence for strong seasonality in the carbon storage and carbon use efficiency of an Amazonian forest. *Global Change Biology*, 20: 979–991.
- Ruano, I., Pando, V., Bravo, F. (2009) How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *For Ecol Manag*, 258:2647-2653.
- Russo, S.E., Augspurger, C.K. (2004) Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7(11):1058-1067.
- Russo SE, Davies SJ, King DA, Tan S. (2005) Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93:879–889.
- Saatchi, S.S., Houghton, R.A., Dos Santos Alvala, R.C., Soares, J.V., Yu, Y. (2007) Distribution of aboveground live biomass in the Amazon. *Global Change Biology*, 13:816-837.
- Sack, L. (2004) Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* 107: 110–127
- Salisbury, S.E. (1974) Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 186:83-88.
- Sarmiento, G., Monasterio, M., (1975) *A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America*. In: F. B. Golley & E. Medina (eds.), *Tropical ecological systems*. Springer, New York. p. 223-250
- Scariot, A. (2000) Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 32:662-669.
- Schafer, M., Kotanen, P.M. (2003) The influence of soil moisture on losses of buried seeds to fungi. *Acta Oecologica*, 24:255-263.
- Schafer, M., Kotanen, P.M. (2004) Impacts of naturally- occurring soil fungi on seeds of meadow plants. *Plant Ecology*, 175(1):19-25.
- Schiatti, J., Emilio, T., Rennó, C.D., Drucker, D.P., Costa, F.R.C., Nogueira, A., Baccaro, F.B., Figueiredo, F., Castilho, C.V., Kinupp, V. (2014) Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in Amazonian rainforest. *Plant Ecology and Diversity*, 7(1–2):241–253.
- Schipper, J., Chanson, J.S., Chiozza, F., Cox, N.A., Hoffmann, M., Katarya, V., Lamoreux, J., Rodrigues, A.L., Stuart, S.N., Temple, H.J., Baillie, J., Boitani, L., Lacher, T.E., Mittermeier, R.A., Smith, A.T., Absolon, D., Aguiar, J.M., Amorim G. (2008) The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science*, 322:225-230.

- Schnitzer, S.A., Bongers, F. (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 17:223-230.
- Schnitzer, S.A., Bongers, F. (2011) Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters*, 14(4):397-406.
- Schupp, E.W. (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82:399-409.
- Seiwa, K. (2000) Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: importance of developmental constraints. *Oecologia*, 123:208-215.
- Sheil D. (1995) Evaluating turnover in tropical forests. *Science*, 268:894.
- Sheil, D., Jennings, S., Savill, P. (2000) Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Bundongo, Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16:765-800.
- Shi, Z., Thomey, M.L., Mowll, W., Litvak, M., Brunsell, N.A., Collins, S.L., Pockman, W.T., Smith, M.D., Knapp, A.K., Luo, Y. (2014) Differential effects of extreme drought on production and respiration: synthesis and modeling analysis. *Biogeosciences Discussions*, 11:621-633.
- Shugart, H.H. (1984) A theory of forest dynamics. Blackburn Press, Caldwell, USA, 278p.
- Silva, B.M.S., Carvalho, N.M. (2008) Efeitos do estresse hídrico sobre o desempenho germinativo da semente de faveira (*Clitoria fairchildiana* R. A. Howard. - Fabaceae) de diferentes tamanhos. *Revista Brasileira de Sementes*, 30:55-65.
- Silva, M.F. (1976) Revisão taxonômica de gênero *Peltogyne* Vog. (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Acta Amazonica*, 6:1-61.
- Silvertown, J.W. (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14:235-250.
- Silvertown, J. McConway, K., Gowing, D., Dodd, M., Fay, M. F., Joseph, J. A., Dolphin, K. (2006) Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proc. R. Soc. B*, 273:39-44.
- Simons, A.M., Johnston, M.O. (2000) Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): sources and fitness consequences. *American Journal of Botany*, 87:124-132.
- Slik, J.W.F., Bernard, C.S., Beek, M., van Breman, F.C., Eichhorn, K.A.O. (2008) Tree diversity, composition, forest structure and aboveground biomass dynamics after single and repeated fire in a Bornean rain forest. *Oecologia*, 158:579-588.
- Smith, C.C., Fretwell, S.D. (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108:499-506.
- Smith, M.D. (2011) An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *Journal of Ecology*, 99:656-663.

- SNUC – *Sistema Nacional de Unidades de Conservação*: Decreto nº 4.340, de 22 de agosto de 2002. 5 ed. Aum. Brasília: MMA/SNF, 2004. 56p.
- Sombroek, W. (2001) Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall-consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. *Ambio*, 30:388-396.
- Soons, M.B., Heil, G.W., Nathan, R., Katul, G.G. (2004) Determinants of long-distance seed dispersal by wind in grasslands. *Ecology*, 85:3056-3068.
- Soriano, D., Orozco-Segovia, A., Márquez-Guzmán, J., Kitajima, K., Gamboa-de Buen, A., Huante, P. (2011) Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Annals of Botany*, 107:939-95
- Sork, V.L., Bramble, J.P. (1993) Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks, *Ecology*, 74:423-429.
- Sperry, J.S., Nichols, K.L., Sullivan, J.E.M., Eastlack, S.E. (1994) Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology*, 75:1736-1752.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F., Poorter, L. (2011) Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(51):20627–20632.
- Stevenson, P.R. (2007) A test of the escape and colonization hypothesis for zoochorous tree species in a Western Amazonian forest. *Plant Ecology*, 190:245-258.
- Suarez, M.L., Ghermandi, L., Kitzberger, T. (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus*: site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, 92, 954–966.
- Sundaesan, V. (2005) Control of seed size in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102:17887-17888.
- Svenning, J.C., Fabbro, T., Wright, S.J. (2008) Seedling interactions in a tropical forest in Panama. *Oecologia*, 155:143–50.
- Svenning, J.C., Gravel, D., Holt, R.D., Schurr, F.M., Thuiller, W., Münkemüller, T., Schiffers, K.H., Dullinger, S., Edwards, T.C., Hickler, T., Higgins, S.I., Nabel, J. E.M.S., Pagel, J., Normand, S. (2014) The influence of interspecific interactions on species range expansion rates. *Ecography*. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00574.x
- Swaine, M.D., Lieberman, D., Putz, F.E. (1987) The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3:359-366.
- Swaine, M.D. (1996) Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Journal of Ecology*, 84:419–428.
- Swamy, V., Terborgh, J., Dexter, K.G., Best, B.D., Alvarez, P., Cornejo, F. (2011) Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters*, 14:195–201.

- Swanborough, P., Westoby, M. (1996) Seedling relative growth rate and its components in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. *Functional Ecology*, 10:176-184.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J., Zimmerman, J.K. (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87:2418-2424.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J., Zimmerman, J.K. (2007) The influence of spatial and size scales on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88:1770-1780.
- Tabarelli, M., Lopes, A.V., Peres, C.A. (2008) Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica*, 40:657–661.
- Tackenberg, O. (2003) Modeling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecology Monographs*, 73:173-189.
- Tackenberg, O., Poschlod, P., Bonn, S. (2003) Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs*. 73:191-205.
- ter Steege, H., Zondervan, G. (2000) *A preliminary analysis of large-scale forest inventory data of the Guiana Shield*. In Plant Diversity in Guyana. Tropenbos Series 18. Ed. H. ter Steege. Tropenbos Foundation, Wageningen, The Netherlands, p. 35–54.
- ter Steege, H. (2009) *Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition of the Amazon*. In: Hoorn C, Wesselingh F, editors. Amazonia: landscape and species e
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Ernesto Guevara, J. (2013) Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342, 1243092.
- Terborgh, J. (2012) Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *The American Naturalist*, 179:303-314.
- Thompson, J., Proctor, J., Viana, V., Milliken, W., Ratter, J.A., Scott, D. A. (1992) Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *Journal of Ecology*, 80:689-703.
- Thompson, J.N. (1984) Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. *Ecology*, 65:626-631.
- Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D., Kingsford, R.T. (2011) Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99:1299-1307
- Timmermann, A. (1999) Detecting the nonstationary response of ENSO to greenhouse warming. *J. Atm. Sci.*, 56, 2313-2325.
- Tofts, R., Silvertown, J. (2000) A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society Series B*, 267:363-369.

- Torti, S.D., Coley, P.D., Janos, D.P. (1997) Vesicular-arbuscular mycorrhizae in two tropical monodominant tree species. *Journal of Tropical Ecology*, 13:623-629.
- Torti, S.D., Coley, P.D., Kursar, T.A. (2001) Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *American Naturalist*, 157:141-153.
- Travis, J.M.J., Smith, H.S., Ranwala, S.M.W. (2010) Towards a mechanistic understanding of dispersal evolution in plants: conservation implications. *Diversity and Distributions*, 16:690-702.
- Turner, I.M. (2001) The ecology of trees in the tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge, 298p.
- Upadhaya, K., Pandey, H., Law, P.S. (2007) The Effect of Seed Mass on Germination, Seedling Survival and Growth in *Prunus jenkinsii* Hook.f. & Thoms. *Turkish Journal Of Botany*, 31(1):31-36
- Valencia, R., Balslev, H., Paz Miño, G. (1994) High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, 3:21-28.
- Valiente-Banuet, A., Verdú, M. (2007) Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10:1029–1036.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D. (2006) Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biol*, 8:688-697.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C., Webb, C.O. (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol. Ecol*, 18:572-592.
- Van Gelder, H.A., Poorter, L., Sterck, F.J. (2006) Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, 171:367-378.
- Van Nieuwstadt, M.G L., Sheil, D., Kartawinata, K. (2001) The ecological consequences of logging in the burned forests of East Kalimantan, Indonesia. *Conserv. Biol*, 15:1183-1186.
- Vander Wall, Stephen B., Kellie M. Kuhn, Maurie J. Beck. (2005) Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology*, 86(3):801-806.
- Vandervalk, A.G. (1981) Succession in wetlands – a Gleasonian approach. *Ecology* 62: 688–696.
- VanSplunder, I., Voesenek, L.A.C.J., Coops, H., DeVries, X.J.A., Blom, C.W.P.M. (1996) Morphological responses of seedlings of four species of Salicaceae to drought. *Canadian Journal of Botany* 74: 1988–1995.
- Vaughton, G., Ramsey, M. (1998) Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). *Journal of Ecology*, 86:563-573.
- Venable, D.L., Brown, J.S. (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist*, 131:360-384.

- Verdú, M., Pausas, J.G. (2007) Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology*, 95:1316-1323.
- Verdú, M., Jordano, P., Valiente-Banuet, A. (2010) The phylogenetic structure of plant facilitation networks changes with competition. *Journal of Ecology*, 98:1454-1461.
- Villar, E.J., Ronchail, C.J., Guyot, J.L. C. Junquas, P. Vauchel, W.S. Lavado Casimiro, G. Drapeau, Pombosa Loza, R. (2011) Climate variability and extreme drought in the upper Solimões River (Western Amazon basin): Understanding the exceptional 2010 drought, *Geophys. Res. Lett.*, 38L13406.
- Villela, D.M.; Proctor, J. (1999) Litterfall mass, chemistry and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Biotropica*, 31: 198-211.
- Villela, D.M., Proctor, J. (2002) Leaf litter decomposition and monodominance in the Peltogyne forest of Maracá Island, Brazil. *Biotropica*, 34:334–347.
- Violle, C., Jiang, L. (2009) Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2:87-93.
- Volaire, F., Thomas, H., Lelievre, F. (1998) Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged Mediterranean drought. I. Growth, death, water relations and solute content in herbage and stubble. *New Phytologist* 140: 439–449.
- Von Allmen, C., Morellato, L.P.C., Pizo, M.A. (2004) Seed predation under high seed density condition: the palm *Euterpe edulis* in the Brazilian Atlantic forest. *J. Trop. Ecol.* 20: 471-474.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156:145-155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33:475-505.
- Webb, C.O., Gilbert, G.S., Donoghue, M.J. (2006) Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, 87:S123-S131.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., Kembel, S.W. (2008) Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution. Version 4.0.1. <http://www.phylodiversity.net/phylocom/>.
- Weiher, E., Keddy, P.A. (1999) *Ecological assembly rules perspectives, advances, retreats*. Cambridge, Cambridge University Press, 421p.
- Weis, I.M. (1982) The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. *Canadian Journal of Botany*. 60:1868-1874.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:125–159.

- Whitfield, T.J.S., Kress, W.J., Erickson, D.L., Weiblen, G.D. (2012) Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: evidence from New Guinea. *Ecography*, 35(9):821-830
- Wiens, J.J., Graham, C.H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36:519-539.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M., Stephens, P.R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. 13:1310-1324.
- Wikström, N., Savolainen, V., Chase, M.W. (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proc. R. Soc. B*. 268:2211-2220.
- Williams, J.W., Jackson, S.T., Kutzbach, J.E. (2007) Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104:5738-5742.
- Williamson, G.B., Laurance, W.F., Oliveira, A.A., Delamonica, P., Gascon, C., Lovejoy, T.E., Pohl, L. (2000) Amazonia tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology* 14:1538–1542.
- Wright, M.G. (1990) The insect communities, herbivory, seed predation and pollination of *Protea magnifica* and *Protea laurifolia*. Thesis (M. Sc.)--University of Stellenbosch, 1990. 197p.
- Wright, S. J., Calderón, O., Hernández, A., Paton, S. (2004) Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology*, 85:494-489.
- Wright, S.J., Calderon, O. (2006) Seasonal, El Nino and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters*, 9:35–44.
- Wulff, R.D. (1986) Seed Size variation in *Desmodium paniculatum*. II. Effects on seedlings growth and physiological performance. *Journal of Ecology*. 74:99-114.
- Wyckoff, P.H., Clark, J.S. (2005) Tree growth prediction using size and exposed crown area. *Canadian Journal of Forest Research*, 35:13-20.
- Xiao-Xue, M. Shi, L.L., Zhang, Y.J. Hua Zhu, Slik, J.W.F. (2013) Change in phylogenetic community structure during succession of traditionally managed tropical rainforest in southwest China. *Plos one*, 8(7): e71464. doi:10.1371/journal.pone.0071464.
- Yang, W., Liu, F., Zhang, S., An, S. (2013) Dispersal and germination syndromes of tree seeds in a seasonal evergreen monsoon rainforest on Hainan Island, China. *Seed Science Research*, 23:41-55.
- Yoon, J.H., Zeng, N. (2010) An Atlantic influence on Amazon rainfall. *Climate Dynamic*, 34:249-264.

- Zagt, R.J. (1997) Pre-Dispersal and Early Post-Dispersal Demography, and Reproductive Litter Production, in the Tropical Tree *Dicymbe altsonii* in Guyana. *Journal of Tropical Ecology*. 13:511-526.
- Zanne, A.E., Chapman, C.A.;Kitagima, K. (2005) Evolutionary and ecological correlates of early seedling morphology in East African tree and shrubs. *American Journal of Botany*. 92:972-978.
- Zar, J.H. (1996) *Biostatistical analysis*. Third editions Prentice-Hall International Editions, New Jersey, 456p.
- Zhao, M., Running, S.W. (2010) Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329:940-943.

ANEXOS

Anexo 1 Valores médios dos parâmetros fitossociológicos avaliados nas Florestas Rica em Peltogyne (FRP), Floresta Pobre em Peltogyne (FPP), Floresta sem Peltogyne (FSP), na Estação Ecológica de Maracá, Roraima. Dados foram obtidos de inventários realizados nessas florestas em 1991, 2003, 2011. Os valores médios de cada inventário foram comparados entre as florestas para cada inventário e entre inventários para cada floresta, por meio de análise de variância de um fator com medida repetida (ANOVA) ($P > 0.05$).

	Número total de espécies			Nº árvores/ha			Área basal m ² ha ⁻¹			Shannon's H'			Pielou J'		
	1991	2003	2011	1991	2003	2011	1991	2003	2011	1991	2003	2011	1991	2003	2011
FRP 1	26	27	28	468	456	516	24.4	23.8	25.0	2.66	2.47	2.44	0.82	0.75	0.73
FRP 2	27	26	23	516	500	516	36.4	35.4	38.4	2.69	2.58	2.51	0.81	0.79	0.80
FRP 3	24	20	20	548	500	504	34.4	31.3	28.9	2.37	2.33	2.39	0.75	0.78	0.80
Média*/total**	46**	42**	43**	511* _{a1}	485* _{a1}	512* _{a1}	31.7* _{a1}	30.2* _{a1}	30.8* _{a1}	2.57* _{a1}	2.46* _{a1}	2.45* _{a1}	0.79* _{a1}	0.77* _{a1}	0.78* _{a1}
FPP 1	40	41	36	456	424	420	30.1	28.8	27.2	3.17	3.22	3.10	0.86	0.87	0.87
FPP 2	30	29	28	380	348	372	33.5	28.8	29.4	2.81	2.79	2.77	0.83	0.83	0.83
FPP 3	24	24	27	528	504	528	33.9	34.6	37.0	2.63	2.56	2.64	0.83	0.81	0.80
Média*/total**	54**	56**	55**	455* _{a1}	425* _{a1}	440* _{a1}	32.5* _{a1}	30.7* _{a1}	31.2* _{a1}	2.87* _{a1}	2.86* _{a1}	2.84* _{b1}	0.84* _{a1}	0.84* _{a1}	0.83* _{a1}
FSP 1	33	33	30	420	428	444	25.6	25.4	27.1	3.09	3.13	3.00	0.88	0.89	0.88
FSP 2	33	28	28	404	356	372	27.0	26.0	27.7	3.04	2.93	2.92	0.87	0.88	0.88
FSP 3	29	28	27	408	440	468	27.9	26.5	27.6	2.96	3.03	2.99	0.88	0.91	0.91
Média*/total**	51**	46**	43*	411* _{a1}	408* _{a1}	428* _{a1}	26.8* _{a1}	26.0* _{a1}	27.5* _{a1}	3.03* _{b1}	3.03* _{b1}	2.97* _{b1}	0.88* _{a1}	0.89* _{a1}	0.89* _{a1}

Anexo 2. Distribuição filogenética das espécies arbóreas que ocorrem na Ilha de Maracá, Roraima. Cores correspondem as categorias de supressão das espécies na Floresta Rica em *Peltogyne gracilipes* (Roxo – espécie muito suprimida, azul – pouco suprimida, verde – espécie neutra, amarelo – pouco favorecida, vermelho muito favorecida).

