

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

MADSON ANTONIO BENJAMIN FREITAS

**O EXTRATIVISMO DE AÇAÍ (*Euterpe oleracea* Mart.) E A NATUREZA DAS
ASSEMBLEIAS DE ÁRVORES EM VÁRZEA AMAZÔNICA**

RECIFE

2019

MADSON ANTONIO BENJAMIN FREITAS

**O EXTRATIVISMO DE AÇAÍ (*Euterpe oleracea* Mart.) E A NATUREZA DAS
ASSEMBLEIAS DE ÁRVORES EM VÁRZEA AMAZÔNICA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientador: Profº Dr. Marcelo Tabarelli

Coorientadora: Dr^a. Ima Célia Guimarães Vieira

RECIFE

2019

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Freitas, Madson Antonio Benjamin

O extrativismo de açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) e a natureza das assembleias de árvores em várzea amazônica / Madson Antonio Benjamin Freitas - 2019.

132 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Marcelo Tabarelli

Coorientadora: Ima Célia Guimarães Vieira

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2019.

Inclui referências

1. Ecologia florestal 2. Manejo de açaí 3. Produto Florestal Não-Madeireiro
I. Tabarelli, Marcelo (orient.) II. Vieira, Ima Célia Guimarães
(coorient.) III. Título

577.3

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-108

MADSON ANTONIO BENJAMIN FREITAS

O EXTRATIVISMO DE AÇAÍ (*Euterpe oleracea* Mart.) E A NATUREZA DAS ASSEMBLEIAS DE ÁRVORES EM VÁRZEA AMAZÔNICA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Aprovada em: 26/02/2019.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves (Examinador Externo)
Universidade Federal de Minas Gerais

Prof^a. Dra. Inara Roberta Leal (Examinadora Interna)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Bruno Karol Cordeiro Filgueiras (Examinador Externo)
Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira (Examinadora Externa)
Universidade Federal de Pernambuco

À minha família, em especial minha avó Lurdes

Dedico

AGRADECIMENTOS

Ao PPGBV pela oportunidade e à CAPES pela concessão da bolsa.

Ao meu orientador Marcelo Tabarelli pelas importantes contribuições pessoais e profissionais durante a elaboração da tese.

À minha co-orientadora Ima Vieira pela orientação desde o mestrado e inspiração profissional e pessoal.

À dra Ana Albernaz que auxiliou na concepção das questões deste estudo no mestrado e me permitiu dar continuidade e à dra. Júlia Sfair por sua inestimável ajuda na seleção dos atributos funcionais. À doutora Maria Aparecida Lopes e ao Dr. Luiz Marconi Fortes Magalhães (in memoriam) pela introdução na vida acadêmica.

Aos professores do PPGBV/UFPE e aos técnicos Hildebrando, Soraya e Felipe, imprescindíveis às demandas da tese. Bem como à Propesq pela concessão de ajuda de custo para participação em evento.

Aos componentes das bancas de qualificação e defesa Inara Leal, Bruno Filgueiras, Fernanda Oliveira, Maria Aparecida Lopes e Danilo Neves pelas importantes contribuições para finalização desta tese.

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi pela cedência do espaço, em especial aos Srs Carlos Alberto Silva, Estélio e Nonato pela companhia e auxílio nos trabalhos de campo.

Aos ribeirinhos e proprietários dos sítios de estudo que dispensaram seu tempo e amizade durante esses anos, em especial ao André Margalho, sr Odir, sr Pelé, sr Deca (in memoriam), sra Maria, sr Milton e sra Conce em Abaetetuba. Sr. Mucurão, sr. Poleta, sra. Oswaldina, sr. Inácio, Francinaldo, Miguel, sra. Marlene e sr Dedê em Barcarena. Sr. Odair, sr. Sabá, sr. Paró (in memoriam) e sr. Nonato em Belém.

Ao Ideflor pela concessão da Revis Metrópole da Amazônia para instalação de algumas parcelas.

À minha mãe pelo incentivo pessoal e financeiro durante a vida e, em especial, na tese.

Aos amigos de campo Eline Tainá, Carlos Aberto Jr, Mônica, Alistair Campbell pelo auxílio em campo e na medição dos atributos. Em especial ao IC Luciano pela preparação das lâminas e contagem dos estômatos.

Aos amigos dos laboratórios (LEVA, LIPA, briófitas, IIES/UNAM, Ecodyn/UNESP) Eline, Clarissa, Joana, Luciana, Dani, Alejandro, Jorje, Cármen, Richard, Júlio, Lucas, Pedro Sena, Pedro sp., Alexandre, David Jameli, David, Alice e Ana pelo companheirismo. Em especial àqueles que revisaram e deram importantes contribuições ao longo da elaboração da tese: José Domingues, Elaine Ribeiro, Fabíola Barros, Fernanda Maria, Xavier Arnan, Edgar Silva, Diego Pires e Bruno Ximenes.

Aos meus familiares em especial meu pai Valter, padrasto Cláudio, avó Lurdes, irmãos Wagner, Esdras e Manuele, cunhadas Vanessa e Liane, sobrinhos Enzo, Eloyse e afilhada Maria Eduarda pelo apoio incondicional e paciência durante as ausências.

RESUMO

A exploração de produtos florestais não-madeireiros tem sido apresentada como um instrumento chave para explorar as florestas tropicais de forma sustentável. Esta tese investigou os efeitos do manejo de açaí (*Euterpe oleracea* Mart.), um produto florestal não-madeireiro (PFNM), na estrutura das assembleias de árvores de florestas de várzea no estuário da Amazônia. A hipótese geral é que a intensificação do manejo reduz a diversidade taxonômica, funcional e filogenética de plantas arbóreas e arbustos. O primeiro capítulo examina como a intensificação da perturbação (i.e., incremento no número de touceiras) afeta a composição e a estrutura funcional das assembleias de árvores e arbustos. Foi utilizado a densidade de palmeiras de açaí, abertura de dossel e fertilidade do solo como variáveis explanatórias, além do efeito aditivo e isolado da topografia e densidade de palmeiras sobre o tamanho do efeito padronizado da diversidade funcional representado pela riqueza funcional (SES.FRic) e dispersão funcional (SES.FDis). Estes índices foram gerados no nível de comunidade (CWM) para oito atributos associados à história de vida das espécies de árvores. Foi observada uma redução significativa do espaço funcional em resposta ao adensamento da palmeira açaí e da emergência de assembleias compostas por espécies de árvores e arbustos generalistas, e de crescimento rápido, além de resistentes a inundação. Os resultados indicam que estratégias *K* estão sendo substituída por estratégias do tipo *r*, em resposta a maior luminosidade do ambiente florestal proporcionada pelo manejo. O segundo capítulo investigou como o açaí afeta a diversidade e a estrutura filogenética de assembleias de árvores. Verificou-se que a intensificação do manejo (i.e., aumento do número de touceiras) está associado à redução da diversidade filogenética atuando sobre linhagens co-específicas. A inundação afeta menos a diversidade de linhagens não-coespecífica. Todavia o manejo e a inundação não causam agrupamento ou dispersão filogenética. No terceiro capítulo foi examinado os efeitos do manejo na escala local e na de paisagem sobre a diversidade α e β -taxonômica, funcional e filogenética das assembleias de árvores nestas duas escalas espaciais. As variáveis explanatórias utilizadas foram a densidade local de touceiras de açaí e sua representatividade em termos de porcentagem de cobertura na paisagem. Foi observado que o manejo do açaí atua como distúrbio crônico na redução da diversidade α -taxonômica, funcional e filogenética e que ambientes manejados inseridos em matriz conservada apresentam maior diversidade β -taxonômica e funcional. Os resultados indicam que o manejo de açaí impõe filtros ambientais, os quais alteram a composição funcional das assembleias de

árvores e empobrecem a floresta de várzea do ponto de vista taxonômico, funcional e filogenético em diferentes escalas espaciais. Do ponto de vista teórico, estes achados questionam a exploração de produtos florestais não-madeireiros como a solução para a persistência das florestas tropicais. Do ponto de vista aplicado, os achados reforçam a necessidade de regulamentar a exploração do açaí nas florestas de várzea, a fim de se evitar o empobrecimento desta floresta única.

Palavras-chave: Produto florestal não-madeireiro. Manejo de açaí. Atributos funcionais de plantas. Diversidade funcional.

ABSTRACT

The exploration of non-timber forest products has been presented as a key tool to exploit the tropical forests in a sustainable way. This thesis investigated the effects of açai management (*Euterpe oleracea* Mart.), a non-timber forest product (NTFP), in the structure of assemblages of floodplain forest trees in the Amazon estuary. The general hypothesis is that the intensification of management reduces the taxonomic, functional and phylogenetic diversity. The first chapter examines how intensification (i.e., increase in number of clumps) affects the composition and functional structure of tree assemblages. The density of açai palm trees, canopy opening and soil fertility were used as explanatory variables besides the additive and isolated effect of topography and palm density on the size of the standardized effect of functional diversity represented by functional richness (SES.FRic) and functional dispersion (SES.FDis). These indexes were generated at the community level (CWM) for seven traits associated with the life history of tree species. A significant reduction of the functional space was observed in response to the accumulation of the açai palm and the emergence of assemblages composed of species of generalist trees, fast growing, and resistant to flooding. The results indicate that a range of K strategies is being replaced by strategies of type r , in response to the greater luminosity of the forest environment provided by management. The second chapter investigated how açai affects the diversity and phylogenetic structure of tree assemblages. It has been found that management enhancement (i.e., increased number of clumps) is associated with reduced phylogenetic diversity by acting on co-specific lineages. Flooding less affects the diversity of non-coespecific lineages. However management and flooding do not cause phylogenetic clustering or dispersion. In the third chapter we examined the effects of local and landscape management on the α and β -taxonomic, functional and phylogenetic diversity of tree assemblages at these two spatial scales. The explanatory variables used were the local density of açai clumps and their representativeness in terms of percentage of cover in the landscape. It was observed that the management of açai acts as a chronic disturbance in the reduction of α -taxonomic, functional and phylogenetic diversity and that managed environments inserted in a conserved matrix show greater β -taxonomic and functional diversity. The results indicate that açai management imposes environmental filters, which alter the functional composition of the tree assemblages and impoverish the várzea forest from a taxonomic, functional and phylogenetic point of view in different spatial scales. From a theoretical point of view, these findings question the exploitation of non-timber forest

products as the solution for the persistence of tropical forests. From the applied point of view, the findings reinforce the need to regulate the exploitation of açaí in lowland forests, in order to avoid the impoverishment of this unique forest.

Key-words: Non-timber product forest. Açaí management. Functional traits of plants. Functional diversity.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 REVISÃO DA LITERATURA	15
2.1 PERTURBAÇÕES NATURAIS E ANTRÓPICOS E A EXPLORAÇÃO DE PRODUTOS FLORESTAIS NÃO MADEIREIROS	15
2.2 MONTAGEM DE COMUNIDADES EM GRADIENTE DE PERTURBAÇÕES	18
2.3 ATRIBUTOS FUNCIONAIS, HISTÓRIA EVOLUTIVA E AS ESTRATÉGIAS DE HISTÓRIA DE VIDA EM ASSEMBLEIAS SUBMETIDAS A DISTÚRBIOS	19
2.4 VÁRZEA ESTUARINA: CARACTERÍSTICAS QUE FAVORECEM O MANEJO DO AÇAÍ	23
3 LOSS OF FUNCTIONAL DIVERSITY OF TREE COMMUNITIES UNDER AÇAÍ PALM MANAGEMENT PRACTICES IN THE AMAZON ESTUARY	26
4 EMPOBRECIMENTO FILOGENÉTICO EM FLORESTAS SOB DISTÚRPIO ANTRÓPICO E NATURAL NO ESTUÁRIO AMAZÔNICO.....	59
5 MANEJO DO AÇAÍ REDUZ A DIVERSIDADE DE ÁRVORES DA FLORESTA DE VÁRZEA EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS NA AMAZÔNIA	84
6 CONCLUSÕES.....	116
REFERÊNCIAS	117

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais representam um habitat chave para a conservação da biodiversidade, prestação de serviços ecossistêmicos de relevância global e para a qualidade de vida de milhares de pessoas (GARDNER et al., 2009; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009). Todavia, estas florestas estão sendo rapidamente convertidas em paisagens antrópicas (sensu TABARELLI; PERES; MELO, 2012) através de uma combinação de perturbações agudas (i.e. perda de habitats) e crônicas, como a exploração de produtos florestais (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017). Muitos estudos têm demonstrado que estes distúrbios podem levar à perda de diversidade e a homogeneização biológica das florestas remanescentes em diferentes escalas espaciais (LÔBO et al., 2011; DE CASTRO SOLAR et al., 2015), comprometendo funções ecossistêmicas e a provisão de serviços chaves, como o sequestro de carbono (BERENGUER et al., 2014; SOUZA et al., 2019).

A exploração de produtos florestais não madeireiros (PFNM) tem sido apontada como uma forma de compatibilizar emprego e renda, conservação da diversidade biológica e prestação de serviços ecossistêmicos (MICHAEL; PÉREZ, 2001; TICKTIN, 2004). Todavia, este novo paradigma da conservação é bastante controverso, não só do ponto de vista da viabilidade econômica e da capacidade de reduzir o nível de pobreza de populações tradicionais que vivem do extrativismo (e.g., frutos, fibras, resinas), mas dos impactos sobre a diversidade biológica; isto é, sustentabilidade biológica (PÉREZ; ARNOLD, 1995; ROSTONEN, 2000; SHACKLETON; TICKTIN; CUNNINGHAM, 2018). De fato, existem formas de extrativismo que podem resultar no colapso das populações exploradas, mas também alterar outros níveis de organização biológica, ameaçando biodiversidade, serviços e a qualidade de vida de populações humanas (PERES et al., 2006; TICKTIN et al., 2012; MANDLE; TICKTIN, 2015). Do ponto de vista comercial e da viabilidade do empreendimento, impactos negativos sobre a biodiversidade e serviços ecossistêmicos limitam a chance da exploração ser considerada sustentável, obter certificação e, consequentemente, ganhar mercados consumidores mais exigentes. A exploração de produtos florestais não madeireiros que não são do ponto de vista biologicamente sustentáveis não deveriam ser estimulados, nem servem como modelo a ser replicado em busca da exploração sustentável das florestas tropicais.

A dinâmica do uso da terra na floresta amazônica levou a significativas perdas de diversidade em regiões sujeitas ao avanço da agropecuária, sobretudo no arco do

desmatamento (PERES et al., 2010). Ecossistemas inundáveis, sobretudo no estuário amazônico, também estão submetidos a impactos antrópicos, seja pela agricultura de baixa intensidade ou pela exploração de produtos florestais madeireiros (PFM) e não madeireiro (PFNM) (ANDERSON et al., 1995). As florestas de várzea do estuário amazônico são ecossistemas inundáveis com importância histórica para o desenvolvimento regional, pois foram o primeiro ecossistema ocupado por povos pós-colombianos, hispânicos e franceses, desde o século XVI (RANKIN, 1985). Nesse contexto, PFM e PFNM sempre estiveram na ponta da exportação entre Brasil e a Europa, e com isso sucessivos ciclos de exploração foram instalados, principalmente os da borracha, cana-de-açúcar, palmito e o açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) (BARROS; UHL, 1999). Apesar do manejo do açaí envolver diferentes aspectos culturais e econômicos na Amazônia, ainda não existe um marco regulatório que envolva a potencialização de seu comércio e a conservação da biodiversidade. Para isso, é importante entender a dinâmica associada ao seu manejo sobre a organização taxonômica, funcional e filogenética das assembleias, bem como suas implicações para funções e serviços do ecossistema. Nesse contexto, essa tese busca investigar os principais efeitos da intensificação desse PFNM na biodiversidade.

A principal questão da tese é: Como a intensificação do manejo do açaí reestrutura as assembleias de árvores na floresta de várzea do estuário amazônico? A principal hipótese é a de que o manejo reduza a diversidade taxonômica, funcional e filogenética, selecionando espécies com estratégias aquisitivas em escala local. Tais respostas podem variar de acordo com o contexto da paisagem. Para tanto, esta tese está dividida em três capítulos: o primeiro capítulo investigou os efeitos do adensamento do açaí e da inundação sobre a diversidade e composição funcional. Foi possível compreender se além do distúrbio decorrente do manejo, a inundação confere efeitos sinérgicos à reorganização funcional das assembleias e ocupação do espaço funcional das assembleias de árvores na floresta de várzea e como as estratégias de história de vida respondem aos impactos do manejo e de distúrbios naturais.

O segundo capítulo avalia os efeitos do manejo do açaí e da inundação sobre a estrutura e diversidade filogenética, supondo que distúrbios naturais alteram as linhagens co-específicas atuando sobre atributos evolutivamente conservados; enquanto o manejo modifica linhagens não-coespecíficas atuando aleatoriamente sobre linhagens sem parentesco evolutivo. O terceiro capítulo examina os efeitos do manejo do açaí na escala local e de paisagem sobre a diversidade alfa e beta taxonômica, funcional e filogenética das assembleias. Em conjunto, os achados questionam o paradigma da exploração não-madeireira

como ferramenta de sustentabilidade na exploração das florestas tropicais, por demonstrarem o empobrecimento da floresta em diferentes níveis de organização (taxonômica, filogenética e funcional) e em diferentes escalas espaciais. Em outras palavras, a intensificação do manejo do açaí é insustentável do ponto de vista biológico no modelo que está posto, já que, em média, o nível de incremento de touceiras por hectare extrapola os limites recomendáveis pelo governo (400touc/ha), demonstrando a necessidade não só de adequação da legislação, mas de monitoramento da aplicação pelos moradores. Caso contrário, isso pode levar a impactos severos na capacidade da floresta de prestar serviços ecossistêmicos. Mais estudos são necessários para dar suporte a práticas de manejo e regulamentação da exploração do açaí de forma a garantir a integridade da floresta de várzea. A exploração do açaí gera, atualmente, 140 milhões de dólares de receita e responde por um incremento considerável na qualidade de vidas das populações ribeirinhas. Tornar esse PFNM ambientalmente sustentável e socialmente justo pode aumentar ainda mais sua capacidade de penetrar em mercados internacionais, favorecendo a cadeia produtiva.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 PERTURBAÇÕES NATURAIS E ANTRÓPICOS E A EXPLORAÇÃO DE PRODUTOS FLORESTAIS NÃO MADEIREIROS

As perturbações naturais são os principais modeladores da dinâmica de sucessão em ecologia de comunidades (ver Sousa, 1984, para uma revisão) e podem estar associadas às perturbações humanas para alterarem a composição, estrutura e funcionamento dos ecossistemas (DALE et al., 2001a). As perturbações, de um modo geral, subdividem-se em três categorias: aguda, crônica e estocástica, de acordo com Odum e Barret (2013).

Distúrbios naturais ou estocásticos criam um tipo de dependência cíclica e tornam as comunidades adaptadas a sua incidência, como a dinâmica do fogo no cerrado ou a inundação em certas florestas úmidas (ODUM; BARRET, 2013). Perturbação antrópica aguda (PAA), por outro lado, é caracterizada pelo aparecimento repentino, aumento abrupto da intensidade e curta duração, sendo, portanto, mais severa e periódica, exigindo maior condição de resistência e resiliência de ecossistemas naturais (ODUM; BARRET, 2013). Desses distúrbios os ecossistemas podem se reorganizar por resiliência ou resistência, no entanto perturbações antrópicas crônicas (PAC) podem ter efeitos pronunciados e prolongados, por consistirem na retirada constante de pequenas porções de biomassa em um longo tempo (SINGH; BARBIER, 1996; ODUM; BARRET, 2013). Seus efeitos podem dobrar a perda de diversidade em comparação a distúrbios antropogênicos agudos (BARLOW et al., 2016), por exemplo, empobrecendo taxonomicamente, funcionalmente e filogeneticamente assembleias de plantas arbóreas (RIBEIRO et al., 2015, 2016; RITO et al., 2017; SFAIR et al., 2018) e formigas (OLIVEIRA et al., 2017). Desse modo, distúrbios antrópicos podem se referir tanto a mudanças conspícuas na cobertura da terra (i.e., desmatamento, fragmentação florestal e agricultura de corte e queima) quanto a mudanças menos aparentes na estrutura do dossel (i.e., extração seletiva e incêndios florestais, PERES et al., 2006), estando o manejo de PFNM no âmbito de perturbação crônica (PERES et al., 2006).

Os PFNM contribuem para a renda econômica e a sobrevivência de dois bilhões de pessoas em todo o mundo (NADKARNI; KUEHL, 2013). A exploração de PFNM inclui a extração de frutos, óleos e resinas, no entanto, apesar de sua capacidade de retenção da biodiversidade (ROS-TONEN, 2000), sua exploração em excesso pode reduzir a estrutura etária das populações (TICKTIN et al., 2012; GAOUE et al., 2014; ALBUQUERQUE et al., 2017) e levar a perda de espécies na comunidade (TRAUERNICHT; TICKTIN, 2005;

FREITAS et al., 2015), comprometendo serviços no ecossistema (TICKTIN, 2004; CAMPBELL et al., 2018). O sucesso da exploração de PFNM está associado principalmente às práticas de manejo que podem interferir na tolerância da espécie focal ao regime de coleta. Ou seja, a espécie sobre-explorada apresenta tendência a redução da estrutura etária pela retirada em excesso de frutos, folhas ou resinas. Ticktin (2004) subdividiu as práticas de manejo em três níveis espaciais: o primeiro determina práticas de exploração associados às partes alvo da planta¹; o segundo inclui práticas adicionais realizadas na planta focal ou ao redor, como a capina (retirada de herbáceas daninhas)²; o terceiro nível refere-se a outros tipos de usos da terra como exploração madeireira e criação extensiva de gado, onde o contexto do PFNM está inserido³. Grande parte das pesquisas que envolvem o uso de PFNM limitam-se a avaliarem apenas o efeito das modificações na paisagem em decorrência da colheita do produto focal e não no remanescente florestal resultante do avanço da exploração. Essa tese pretende preencher essa lacuna criando novas perspectivas sobre a exploração de PFNM no estuário amazônico.

A exploração do açaí é uma prática de manejo de PFNM que pode ser alternativa ao uso destrutivo que envolve a exploração madeireira, contribuindo para geração de benefícios econômicos e diminuindo a sobre-exploração das florestas em longo prazo (SHAHABUDDIN; PRASAD, 2004; BHAGWAT et al., 2008). Esse cenário é aplicado ao estuário amazônico, onde o manejo do açaí consistia no uso cultural, pelos povos nativos desde antes da chegada dos europeus (BARROS; UHL, 1999). Contudo, mudanças no hábito de consumidores e na demanda de mercado estão levando a intensificação da exploração do açaí para atender aos mercados nacional e internacional (BRONDÍZIO, 2008); isso promove alterações na estrutura da floresta e nos serviços ecossistêmicos em escala local na várzea estuarina amazônica (FREITAS et al., 2015; CAMPBELL et al., 2018). No entanto, podem ocorrer mudanças na estrutura da paisagem, conduzindo as assembleias a apresentarem respostas similares as decorrentes de PAA, desde que seja possível detectar tais mudanças em escala de paisagem (PERES et al., 2006).

A perda e fragmentação do habitat é a trajetória predominante da mudança de paisagem em várias regiões ocupadas pelos humanos, e estão se tornando cada vez mais

¹ Tais modificações alteram populações exploradas por mudanças na estrutura etária decorrente de modificações genéticas da planta (GAOUE et al., 2014)

² Assemelha-se à prática de raleamento da floresta promovida por manejadores de açaí, objeto desse estudo (HOMMA et al., 2006)

³ Tais práticas levam à perda de valor de diversidade (BARLOW et al., 2016) e perda de biomassa pela retirada de lenha (SPECHT et al., 2015).

reconhecidas como algumas das principais causas do declínio da biodiversidade (MCGARIGAL, 2015). A partir da década de 1960, houve maior interesse em se investigar a relação entre a fragmentação e o isolamento de habitats, dada a teoria de biogeografia de ilhas em emergência (MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967). Porém, anteriormente as discussões já se voltavam para a heterogeneidade de paisagens e suas relações com aumento ou declínio da diversidade regional (ver FAHRIG, 2017 para uma revisão).

Atualmente as principais vertentes visando o entendimento sobre a diversidade em escala de paisagem buscam compreender como a quantidade de habitat (composição) e a fragmentação (configuração) alteram diferentes aspectos da diversidade (PEROVIĆ et al., 2015; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2016; ROCHA-SANTOS et al., 2017). A quantidade de floresta na paisagem pode ser considerada um substituto significativo para perda de habitat, além de ser uma forma mais eficaz e acessível para medir a perda e fragmentação de habitat do que métricas de tamanho e isolamento (FAHRIG, 2013). A hipótese do limiar de fragmentação, por outro lado, sugere que a quantidade de floresta na paisagem é um substituto de diversidade de espécies (ANDREN, 1994; PARDINI et al., 2010). Essa hipótese postula que o tamanho da mancha contribui para a manutenção da biodiversidade em níveis intermediários de cobertura (>30 e >50%) e, abaixo desse limiar (<30%), é esperado uma perda abrupta e não linear da diversidade, ocorrendo independentemente do tamanho da amostra (PARDINI et al., 2010). Quando remanescentes florestais estão inseridos em paisagens com mais de 50% de cobertura florestal, a tendência é manter uma diversidade maior do que paisagens com menos cobertura florestal (PARDINI et al., 2017). Apesar disso, os efeitos da fragmentação do habitat e configuração da matriz podem ser muito mais fracos que os efeitos da perda de habitat representados pelo tamanho e isolamento de manchas (FAHRIG, 2003; PREVEDELLO; VIEIRA, 2010). Compreender essa dinâmica de fragmentação e perda de habitat associada ao PAA e ao PAC pode auxiliar na elaboração de planos de conservação mais eficazes e preencher lacunas de conhecimento em relação ao efeito da extração de PFNM na paisagem.

A perda e fragmentação de habitat é um aspecto fundamental para que uma determinada perturbação seja considerada PAA (FAHRIG, 2003). Quando isso acontece, as comunidades tendem a reterem ou aumentarem sua diversidade em resposta a perturbação devido uma maior heterogeneidade ou irregularidade em habitat fragmentado (FAHRIG, 2017). Essas implicações são pouco consideradas para uma PAC já que estes, em geral, se expressam na paisagem em níveis de perturbação pouco detectáveis por imagens de satélite

(PERES et al., 2006). No entanto, o manejo do açaí pode representar uma rara exceção, pois é uma PAC que pode se expressar como PAA quando associado a outros distúrbios na paisagem de várzea estuarina, como a criação de bovinos e o plantio de cana-de-açúcar (ANDERSON, 1991; C.BARROS; UHL, 1999). Com isso, é razoável esperar que uma paisagem submetida a um PAC decorrente do manejo, apresente respostas sobre sua diversidade taxonômica, filogenética e funcional diferente da que é encontrado em trabalhos clássicos de fragmentação e perda de hábitat em florestas tropicais úmidas. Compreender como a configuração e a composição da paisagem interagem com perturbações em escala a local de paisagem para modificação da diversidade em uma paisagem ativamente gerenciada por um PFM, traz um novo paradigma para o manejo e conservação de paisagens modificadas por humanos.

2.2 MONTAGEM DE COMUNIDADES EM GRADIENTE DE PERTURBAÇÕES

Padrões e processos que determinam a distribuição de espécies nas comunidades envolvem abordagens integradoras entre processos determinísticos e estocásticos (CHAVE, 2004; BROOKER et al., 2009; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; ROBERT E RICKLEFS; RICKLEFS, 2010). Processos estocásticos consideram a distribuição das espécies como sendo um fator decorrente de sua capacidade de dispersão, independente das condições do meio (HUBBELL, 2001). Processos determinísticos consideram a natureza das espécies como um produto da filtragem ambiental, sendo ela de natureza biótica ou abiótica (GÖTZENBERGER et al., 2012). Essa abordagem pode ser testada a partir de mudanças no estágio sucessional, no qual o estágio inicial é modulado por fatores ambientais, tais como solo, temperatura e precipitação (filtros abióticos), os quais interferem na montagem das comunidades ao longo do tempo (LAURANCE et al., 2006; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010). Por outro lado, conforme as espécies se estabelecem em um estágio avançado de sucessão, existe a possibilidade de as interações entre os organismos selecionarem características divergentes entre elas (filtro biótico), a fim de evitar a sobreposição de nicho e facilitar a coexistência (GÖTZENBERGER et al., 2012). Assim, uma resposta dispersa dos atributos tende a reconfigurar os padrões de ocupação espacial do nicho (WEIHER; KEDDY, 1999).

Os filtros bióticos e abióticos atuam na seleção de espécies com características compatíveis às exigências do ambiente, estando representadas por atributos que refletem as

funções dos organismos nessas comunidades (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Tais funções podem estar relacionadas direta ou indiretamente mente às histórias de vida por meio de síndromes de atributos (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). A relação entre os atributos e a história de vida do organismo permite que seja inferido como os mecanismos de montagem de comunidades afetam a alocação de recursos (KNEITEL; CHASE, 2004). Com isso, as condições do meio são expressas através de demandas conflitantes no conjunto dos indivíduos e refletem as exigências dentro de um espectro dinâmico entre crescimento e reprodução que podem levar a estratégias aquisitivas e conservativas dos recursos (DÍAZ et al., 2016). Essas demandas podem ser preditas por alguns atributos, tais como: tamanho dos órgãos da planta (i. e. altura ou diásporos) e espectro econômico foliar (i. e. área foliar) (WRIGHT et al., 2004; DÍAZ et al., 2016). Assim é possível investigar as propriedades dos ecossistemas e seus serviços, bem como sua tolerância aos estresses e aos distúrbios ambientais (FLYNN et al., 2009; MOUILLOT et al., 2013).

Aspectos subjacentes a trajetórias de história de vida em assembleias submetidas a filtragem podem ser avaliados também por meio da história evolutiva das comunidades (GERHOLD et al., 2015). A maioria das abordagens têm inferido padrões de montagem de comunidades por meio de agrupamento e dispersão filogenética (WEBB et al., 2002), no então, isso pode estar subestimando aspectos relacionados ao *pool* de espécies regional e seus processos macroevolutivos (GERHOLD et al., 2015). Além disso, a diversidade filogenética em comunidades marcadas por filtros abióticos e perturbações, podem passar por substituição constante destas espécies sem necessariamente alterarem traços evolutivamente conservados (CRISP; COOK, 2012). Apesar disso, a relevância da diversidade filogenética para compreensão dos efeitos de perturbação antrópica sobre as linhagens é notória (CAVENDER-BARES et al., 2004; RIBEIRO et al., 2016; CARLUCCI et al., 2017). Desse modo, análises que considerem a diversidade funcional, filogenética e a taxa de substituição das espécies em comunidades sob filtros abióticos e de perturbação antrópica podem auxiliar na compreensão das regras gerais de montagem nessas comunidades, ajudando na caracterização de prioridades para conservação, e evitando a perda de espécies, bem como suas características evolutivas (FAITH, 2008; DE CASTRO SOLAR et al., 2015).

2.3 ATRIBUTOS FUNCIONAIS, HISTÓRIA EVOLUTIVA E AS ESTRATÉGIAS DE HISTÓRIA DE VIDA EM ASSEMBLEIAS SUBMETIDAS A DISTÚRBIOS

Os atributos funcionais são características fenotípicas dos indivíduos que podem estar associados à estratégias de história de vida pela taxa de alocação de recursos nos órgãos das plantas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). O uso de atributos funcionais no estudo de montagem de comunidades já tem pelo menos meio século (GRIME, 1977; MCGILL et al., 2006; WESTOBY; WRIGHT, 2006). Essa abordagem permite investigar temas relacionados a ecofisiologia, ecomorfologia e estratégias de história de vida das espécies, além de criar um elo entre processos biológicos fundamentais e a dinâmica da comunidade (MCGILL et al., 2006). Aspectos relacionados à estratégia de história de vida podem ser evidenciados a partir de sua relação com gradientes ambientais. Craine (2009) faz uma revisão das principais teorias propostas por Grime, Chapin e Tilman no século XX. Citando Tilman, Craine (2009) se refere a estratégias de história de vida como agrupamentos de características genéticas semelhantes ou análogas, que se repetem amplamente entre as espécies ou populações, fazendo com que exibam semelhanças ecológicas. Para que determinada característica seja de fato uma estratégia de vida proposta por Tilman, é necessário que ela atinja três aspectos: (1) a importância de características múltiplas sobre características únicas; (2) os padrões de características emergentes como resultado da seleção natural; e (3) a identificação do conjunto de características com crescimento bem sucedido em um dado ambiente ou conjunto de condições ambientais (CRAINE, 2009). Portanto uma definição apropriada seria que estratégia de vida é um conjunto de adaptações interligadas, que surgem como consequência da seleção natural, promovendo o crescimento e a reprodução bem-sucedida em um dado das espécies (CRAINE, 2009).

Grime (2001, apud CRAINE, 2009) organizou as estratégias de plantas em um triângulo composto por três letras: C, S e R. Plantas que habitavam locais com baixa frequência de perturbação e disponibilidade de nutrientes eram consideradas “tolerantes ao estresse” (*stress tolerant* – S). Em sua maioria, são plantas de crescimento lento que dominam a vegetação em solos inférteis, investindo seus recursos na capacidade de proteger o capital nutritivo, em vez de capturar nutrientes em baixa concentração nos chamados “pulsos ocasionais” (Grime 2001 apud CRAINE, 2009). Por outro lado, espécies de plantas encontradas em locais de alta fertilidade e baixa perturbação, eram classificadas como “competidoras” (C) por apresentam alta taxa de crescimento e competição por luz. Espécies que ocupam ambientes de alta fertilidade e perturbação foram denominadas “ruderais” (R). Suas demandas se assemelham às competidoras, no entanto possui um ciclo curto de apenas um ano, investindo seus recursos na produção de sementes. Um dos critérios mais

fundamentais para distinguir essas estratégias é a forma e extensão das respostas fenotípicas, já que as ruderais garantem a produção de sementes, as competidoras maximizam a captação de recursos e as tolerantes ao estresse permitem a conservação dos recursos capturados (CRAINE, 2009).

Outra classificação das estratégias de história de vida emergente no século XX foi a da seleção r/K amplamente difundida nas décadas de 1980 e 1990, após ser cunhada por McArthur e Wilson (1970) na teoria da biogeografia de ilhas. A classificação de estratégia de vida r/K se baseia na quantidade e qualidade da prole em relação ao cuidado parental, para distinguir espécies com maior investimento em reprodução (r -estrategistas), daquelas que preferem investir em crescimento (K -estrategistas). Plantas r -estrategistas comumente apresentam alta quantidade de sementes dispersas pelo vento e um ciclo de vida mais curto, enquanto as K -estrategistas produzem poucas sementes, porém, são mais especializadas e longevas, inclusive com quebra de dormência sob condições ambientais ótimas (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009). Carreño-Rocabado et al. (2016) enfatizam que baixos níveis de uso da terra em florestas maduras aumentarão o número de espécies de crescimento lento com valores conservadores de atributos (i. e., semente grande, dispersor especialista, crescimento lento), enquanto um aumento de uso da terra em florestas secundárias aumentará o estabelecimento de espécies de crescimento rápido com características aquisitivas (i. e., sementes pequenas, dispersores generalistas, crescimento rápido, sensu POORTER; ROZENDAAL, 2008; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010).

As estratégias de histórias de vida nas comunidades submetidas a perturbação antrópica vêm sendo investigadas a partir da distribuição dos atributos e funções na comunidade. A fim de destrinchar melhor essa relação, o uso da média do atributo funcional ponderado pela comunidade (CWM) se tornou ferramenta chave para avaliar tendências de respostas de atributos a mudanças no uso do solo (MOUILLOT et al., 2013; ROSADO; DIAS; DE MATTOS, 2013; SCHELLENBERGER COSTA et al., 2017). O CWM mostra a tendência central dos valores de características, representando a composição funcional da comunidade. Valores de CWM decorrente de atributos foliares expressam investimentos em aquisição ou conservação de recursos, por exemplo, tornando possível a previsão de trajetórias de reorganização das assembleias frente a distúrbios (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Desse modo, é possível inferir se as assembleias estão sendo representadas por características mais resistentes ao distúrbio ou sofrem impactos severos resultando na indisponibilidade de provisão de funções e serviços ao ecossistema.

Além da análise de estratégias de história de vida diante de distúrbios naturais ou antropogênicos, atributos funcionais podem indicar importantes modificações no espaço funcional e na ocupação do nicho. Devido ao espaço funcional se configurar em diferentes aspectos dentro de um campo multidimensional, a ecologia funcional permite compreender de maneira objetiva, como os nichos estão sendo reconfigurados em função de alguma força estruturadora (PAVOINE et al., 2011). Nesse âmbito, índices de diversidade funcional podem ser comparados com sua expectativa ao acaso para prever agrupamento ou dispersão funcional dos atributos dado alguma variação ambiental (GOTELLI; GRAVES, 1996). Quando a relação é menor do que o esperado ao acaso, sugere-se que tal distúrbio pode estar conduzindo a um espaço funcional agrupado, um tipo de filtragem que torna os atributos das espécies mais similares (PINHO et al., 2017). Por outro lado, quando estas relações mostram tendência positiva em relação à expectativa nula, têm-se um espaço sobredisperso com divergência dos atributos, podendo indicar uma atuação maior da força do particionamento de nicho. Assim, se conjectura que assembleias com características diferentes podem ter necessidades de recursos ou habitats diferentes, competindo menos do que espécies semelhantes (ADLER et al., 2013). A fim de fundamentar essas relações, a ecologia funcional configura-se como importante ferramenta que se utiliza de atributos para compreender a estrutura e funcionalidade das comunidades.

Um outro aspecto da diversidade que merece destaque nesse estudo, é a diversidade filogenética pois permite mensurar as distâncias entre os clados no nível de comunidade (SRIVASTAVA et al., 2012). A partir dessa abordagem é possível quantificar a biomassa num dado ecossistema, visto que espécies distantemente relacionadas podem contribuir mais para a produtividade do que parentes próximos (CADOTTE; CARDINALE; OAKLEY, 2008). Arroyo-Rodríguez (2012) verificou que por mais que florestas tropicais sejam altamente desmatadas e fragmentadas, a extinção local de espécies pode não corresponder à perda de linhagens inteiras em uma assembleia de plantas. Além disso, trabalhos evidenciaram que em diferentes florestas tropicais fragmentadas as espécies de árvores que desaparecem primeiro nos remanescentes florestais compartilham traços semelhantes de história de vida (por exemplo, espécies de plantas com grandes sementes, emergentes, tolerantes à sombra, lenhosas ou vertebrados) (LAURANCE et al., 2006; SANTOS et al., 2008; LOPES et al., 2009). Então, tem-se que esse agrupamento fenotípico, representado na suscetibilidade de espécies à fragmentação florestal, pode reduzir a diversidade filogenética de remanescentes se as características forem conservadas filogeneticamente (WEBB et al.,

2002; CAVENDER-BARES; KITAJIMA; BAZZAZ, 2004), ou manter linhas importantes no caso de paisagens divergentes, reduzindo o efeito negativo da fragmentação do hábitat na diversidade local (SFAIR et al., 2016).

Do ponto de vista da interação entre atributos e linhagens nos estudos de diversidade, a conservação de caracteres pode leva às semelhanças fenotípicas entre espécies aparentadas (WIENS et al., 2010). Neste sentido, pelo menos dois cenários são mais comuns em paisagens fragmentadas: aquele sob a conservação de atributo, onde clados inteiros podem desaparecer, propiciando que indivíduos passem a co-ocorrer com parentes próximos, reduzindo a distância filogenética (LOSOS, 2008; CRISP; CRISP; COOK, 2012); ou quando clados estão evolutivamente relacionados com atributos que evoluíram independentemente da ancestralidade, fazendo com que nenhuma linhagem seja completamente perdida, proporcionando poucas mudanças na distância filogenética pareada (ARROYO-RODRIGUEZ et al., 2012). Estes aspectos das linhagens evolutivas ajudam a identificar tendências de extinção de clados em paisagens submetidas a uma perturbação antrópica e foram pouco investigados no âmbito da extração de PFM.

2.4 VÁRZEA ESTUARINA: CARACTERÍSTICAS QUE FAVORECEM O MANEJO DO AÇAÍ

A categorização dos diversos ecossistemas presentes no bioma Amazônia segue definições baseadas na sedimentação e origem geológica dos rios e tributários. Para isso, três tipos de rios foram caracterizados por limnologistas: os de água preta, clara e branca (SIOLI, 1985). Rios de água preta são originados de terras baixas do período terciário, composto por baixo teor de sedimentos. Rios de água clara originaram-se no Cretáceo, onde formou-se os escudos das Guianas e do Brasil Central, apresentando baixo teor de sedimentos. Já os rios de água branca são de deposição recente no quaternário inferior, apresentando elevada carga de sedimentos ricos originados dos Andes e encostas pré-Andinas, os quais se depositam ao longo das margens dos tributários, principalmente na foz do rio Amazonas (LIMA; PRANCE, 1979; SIOLI, 1985; AYRES, 2006; TOURINHO, 1996; JUNK et al., 2012;).

Apesar de grande parte da várzea da Amazônia central apresentar uma expressiva variação de inundação e regimes sazonais de cheia e seca, os rios da várzea estuarina (ou de marés) possuem regimes diários, com pequena variação de picos de cheias. Isso ocorre pela

influência da descarga hídrica dos oceanos que conferem fluxos e refluxos de enchente e vazante com durações de 12 horas (LIMA; TOURINHO, 1996). Com isso, o solo possui características peculiares como pouca profundidade, textura pesada dominante, fertilidade de média a elevada, médio teor de matéria orgânica e boa capacidade de troca catiônica (FALESI; SILVA, 1999; NOGUEIRA, 2006). Esse tipo de solo é característico do tipo *gley* pouco húmico, sendo de deposição recente (quaternário) e fortemente ácido, com pH variando de 4,5 a 5,5 (LIMA; TOURINHO, 1996; FALESI; SILVA, 1999). Essas condições edáficas associadas ao clima *Af* de Cöpen, típico de florestas tropicais, favorecem o estabelecimento de palmeiras do gênero *Euterpe*, *Bactris*, *Mauritia* e *Astrocaryum*, principalmente quando ocorre formação de clareiras, dada sua capacidade de crescerem com facilidade nessas condições (KAHN, 1991; GROUP, 2018).

As palmeiras de açaí ocorrem naturalmente em baixas densidades em florestas alagadas às margens do rio Amazonas e em seus principais afluentes (JARDIM; VIEIRA, 2001; ALMEIDA et al., 2004). Na região de várzea da Amazônia a concentração de indivíduos de açaí é menor em relação as terras baixas, as quais são inundadas duas vezes ao dia por causa das flutuações do nível de água, influenciadas pela interação entre a descarga de rios e o oceano Atlântico (JUNK et al., 2015). Adicionalmente, águas ricas em sedimentos contribuem para a manutenção de solos florestais produtivos na região (JUNK et al., 2010). Estes sedimentos percorrem longas distâncias e são depositados na foz do rio Amazonas, formando inúmeras ilhas topográficas sedimentares em processo dinâmico de sucessão florestal na planície de inundação (CATTANIO; ANDERSON; CARVALHO, 2002). A composição argilosa do solo, rica em matéria orgânica e constantemente reabastecida por sedimentação (*gleissolo*), proporciona uma maior gama de nutrientes e permite a ocorrência de um elevado número de espécies tolerantes a cheias (SIOLI, 1985).

As condições de inundação nos ecossistemas inundáveis alteram a composição florística das florestas para apresentarem adaptações específicas que garantam as trocas gasosas nas raízes e evitar a hipóxia (JUNK et al., 2012; MAURENZA et al., 2012; TER STEEGE et al., 2013). Além da inundação, outros filtros ambientais importantes contribuem para as formações vegetativas, principalmente a variação de luminosidade e a fertilidade do solo (ASSIS et al., 2014; JAGER et al., 2015). Com isso, as assembleias tendem a apresentarem características peculiares a essas exigências, tais como raízes escoras, pneumatóforos e aerênquimas (PAROLIN et al., 2010). Além desses fatores naturais de perturbação, a composição florística das florestas de várzea tem sofrido com o uso da terra em longo prazo e em diferentes

intensidades por milhares de anos. Primeiramente, povos pré-colombianos domesticaram parte do que é encontrado hoje em ambientes naturais (LEVIS et al., 2017), e então uma exploração pós-colombiana ocorreu incluindo ciclos de extração e exploração de PFNM (RANKIN, 1985) como a borracha, o palmito e o açaí (POLLAK; MATTOS; UHL, 1995; C.BARROS; UHL, 1999; VOGT et al., 2015; LEVIS et al., 2017; MCMICHAEL et al., 2017). Esses sucessivos ciclos de exploração estão levando à antropização dessas florestas (MAGALHÃES; LOPES; QUEIROZ, 2014); e no entanto, há poucos estudos sobre os impactos do adensamento do açaí no estuário (mas ver ANDERSON et al., 1995, 2007; WEINSTEIN; MOEGENBURG, 2004; BRONDÍZIO, 2008; FREITAS et al., 2015; CAMPBELL et al., 2018), principalmente em relação a seus efeitos sobre a composição funcional e estrutura das florestas do estuário amazônico.

3 LOSS OF FUNCTIONAL DIVERSITY OF TREE COMMUNITIES UNDER AÇAÍ PALM MANAGEMENT PRACTICES IN THE AMAZON ESTUARY

Madson Antonio Benjamin Freitas¹; José Leonardo Lima Magalhães²; Carlos Perez Carmona³; Víctor Arroyo-Rodríguez⁴; Ima Célia Guimarães Vieira⁵; Marcelo Tabarelli¹

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof Moraes Rego, S/N, Recife, PE, CEP 50670-901, Brazil

²Universidade Federal do Pará (UFPA), Av. Perimetral, N° 1, Guamá, Belém, PA, CEP 66075-750, Brazil

³University of Tartu, Ülikooli 18, 50090, Tartu, Estonia

⁴Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (UNAM), Antiguacarretera a Pátzcuaro No. 8071, Col. ExHacienda de San José de la Huerta Morelia, Michoacán, C.P. 58190, México

⁵Museu Paraense Emilio Goeldi (MPEG), Av. Perimetral 1901, Belém, PA, CEP 66077-530, Brazil

Summary

1. Human occupation in the Amazon was initiated in the floodplains and more recently has reached unprecedented levels of human dominance due to açai management. Açai is non-timber forest product (NTFP) extensively harvested in floodplain forests in the Amazon estuary, but little attention has been paid to the impacts of this practice on biodiversity.

2. Although the effects of disturbance on taxonomic diversity are relatively well described, few studies have addressed the effects of NTFP management on functional diversity and life strategies of forest tree communities. The importance of açai as a NTFP dates back to times preceding the arrival of Europeans in the region, but current exploitation rates to meet the demands of national and international markets are outweighing the capabilities of the floodplain forests to maintain important ecosystem functions and services. The objective of this work was to evaluate the effects of the intensity of açai (*Euterpe oleracea* Mart.) management, soil fertility, light (anthropogenic disturbance from açai management) and elevation on standardized effect sizes for functional richness and dispersion, and the community-weighted means (CWMs) of traits that reflect different life strategies and resource savings.

3. Açai management led to reduced functional richness and increased functional dispersion, soil infertility led to increased leaf dry matter content, elevation led to specific stem density increase and canopy opening led to reduced stoma area. This led to a significant reduction of functional space due to lower trait variability of attributes in environments that had their açai

stem density managed, as well as a simplification of functions attributed to the most abundant species under the additive effect of flood. This is caused by the prevalence of dominant generalist species with little functional variation within management intensities.

4. *Synthesis and applications:* Our study reveals that management intensity of the açai palm is relevant even for areas under low-impact techniques. NTFP are not as important tools for conservation as the literature suggests but the local socio and cultural particularities should be taken into account when designing conservation strategies. We point out direct effects that should be considered for better public and governmental policies. Considering that there is a normative instruction from the State of Pará (IN 34/2014), suggesting maintenance of 400 clumps ha⁻¹, our results indicated that this quantity leads to the loss of functional diversity and modifies the structure of host floodplain forests, being able to reduce essential services such as nutrient cycling and pollination.

Key-words: functional diversity; management intensity; açai palm;

Introduction

Natural disturbances are important filters for species selection in communities, and may potentiate their effects when added to anthropogenic disturbances (Dale, Joyce, McNulty, Nielson, et al., 2001). Natural disturbances, such as storms, floods and natural fires, are stochastic or seasonal in nature and promote changes in landscape dynamics (Odum & Barret, 2013), imposing a filter that benefits species adapted to harsh environments. Flood pulse are an important force in the structuring of communities in flooded forests in Amazon, acting as a primary filter in the selection of specialist attributes in response to hypoxia (Parolin, 2012). In addition, anthropogenic disturbances have played an important role in the recent past of Amazonian forests, and in the last few decades the growing human populations are overcoming the recovery capabilities of the natural ecosystems by altering entire landscape and synergistically potentiating natural and anthropogenic disturbances (Dale, Joyce, McNulty, Neilson, et al., 2001). Understanding the additive and synergistic effects of natural and anthropogenic disturbances on communities in NTFP-stratified landscapes is critical to the design of REDD ++ (Reducing Emissions from Deforestation and forest Degradation) conservation and implementation policies for carbon emission compensation in the 21st century.

The extraction of non-timber forest products (NTFPs) has been advocated as an important strategy for the sustainable exploitation of tropical forests, supplementing the income and survival of two billion people worldwide (Nadkarni & Kuehl, 2013). These products have a variety of uses (food, fuel, herbal medicine, and building material) and are mostly explored in agroforestry systems that contribute to the maintenance of standing forests but with controversial effects on the conservation status of forest fragments. The effects are controversial because they lead to chronic anthropogenic disturbance (CAD, sensu Singh & Barbier, 1996) in the long term and can cause losses as high as 50% of the conservation value of Amazonian forest remnants (Barlow et al., 2016). CAD is associated with the partial removal of biomass from the system (Singh and Barbier, 1996) leading to taxonomically, functionally and phylogenetically poor biological communities (Ribeiro et al., 2016; Sfair, Bello, França, Baldauf, & Tabarelli, 2018). Consequently leading to impoverishment of biodiversity and negative implications for forest structure and ecosystem services (Trauernicht & Ticktin, 2005; Freitas et al., 2015; Quazi & Ticktin, 2016; Campbell et al., 2018).

Functional traits are phenotypic strategies utilized by individuals under a given environmental filter (Asefa et al., 2017). Communities subjected to intense disturbance regimes are prone to have a functional pool of strategies related to rapid growth (acquisition traits) while the opposite is true for less disturbed sites where slow growing species occur (conservative traits) (Lebrija-trejos, Pérez-garcía, Meave, Bongers, & Poorter, 2010b; Carreño-Rocabado et al., 2016). Resource allocation of species is, therefore, an important tool to assess the conservation status of plant communities. Availability of nutrients in the soil is relevant in tropical forests in Amazonia since most of the region has low soil fertility, while the forest harbors high diversity of plant tree and high levels of primary production because nutrient cycling is intense (Junk, Piedade, Wittman, Schongart, & Parolin, 2010). It is expected that species with conservative strategies have had enough time to produce long lived tissues, which is only possible in relatively stable and non-disturbed sites (Ordoñez et al., 2009). Thus, a functional diversity approach may improve the assessment of assemblage resilience in the face of anthropogenic disturbances that could not be predicted under the taxonomic view only (Mouillot, Graham, Villéger, Mason, & Bellwood, 2013).

Açaí fruit (*Euterpe oleracea* Mart), a globally important NTFP that was originally cultivated by pre-Columbian populations, is a high-demand local food stuff in the Amazon and has gradually become a *fashion food* in the world market (Brondízio, 2008). Açaí berries

and its sub-products have become one of the main Brazilian *commodities* in the last decade. Its production is concentrated in floodplain forests in the northern states of Brazil, especially Pará, which is the largest producer. Around 15% of its territory is destined for production and responsible for 58% of the national production (126,027 tons of fruits/year) and a yearly income of approximately US\$ 100 million (IBGE, 2015). These high revenues have attracted the attention of riverine populations who have intensified land use increasing the densities of açai palm stems to increase production. This, in turn, has caused structural and floristic modifications (Freitas et al., 2015; Weinstein & Moegenburg, 2004), as well as reduced pollination services (Campbell et al., 2018) in floodplain forests.

Here, we examine how effects of açai management alter the structure and functional space mediated by strategies of acquisition and conservation of resources in tree and shrubs communities in the Amazonian estuary (Wright et al., 2004; Lebrija-Trejos, Meave, Poorter, Pérez-García, & Bongers, 2010a; Reich, 2014; Díaz et al., 2016). For this, we consider the potential effect of natural disturbance (topography as a flood frequency proxy) acting alone or synergistically with agroforestry management (açai clump density), as well as other indirect effects of CAD (canopy openness and soil fertility as a proxy). We sought to answer two questions: 1) how does topography interacts with açai management to change the structure and functional space of tree communities? 2) How does açai management alone affect functional diversity of tree assemblages? We hypothesized that both high density of açai palms and topography would constraint the functional diversity of plant shrub and tree assemblages in such environments on the viable functional strategies, leading the assemblies to the acquisition strategy of resources.

Material and methods

STUDY AREA

This work was developed in a floodplain forest in eastern Amazonia, Pará state (1°27'S, 48°30'W), in an area of approximately 376,000 km² (Figure 1), covering the municipalities of Belém, Barcarena and Abaetetuba. This region is characterized by the presence of upland and floodplain forests, through which several rivers flow, such as the Pará, Guamá and Tocantins rivers, with several tributaries, connecting to the Amazon River through a delta-like formation in eastern Marajó island (Junk, Wittmann, Schöngart, & Piedade, 2015). Soils in this area are predominantly humic gleysoils, with a pH ranging from

4.5 to 5.5 and medium to high fertility, medium organic matter content and good cation exchange capacity (Falesi & Silva, 1999). The weather is hot and humid (Af, KöpenGroup, 2018), with average temperatures of 26°C and maximum and minimum annual rainfall between 612 mm and 110 mm, in the rainiest and driest months, respectively (Instituto Nacional de Meteorologia - INMET, 2017). This region presents a history of land use from pre-Columbian peoples who have domesticated açai, through cycles of logging and extraction of rubber, palm hearts and sugar cane (C.Barros & Uhl, 1999; Vogt, Pinedo-Vasquez, Brondízio, Almeida, & Rivero, 2015; Levis et al., 2017).

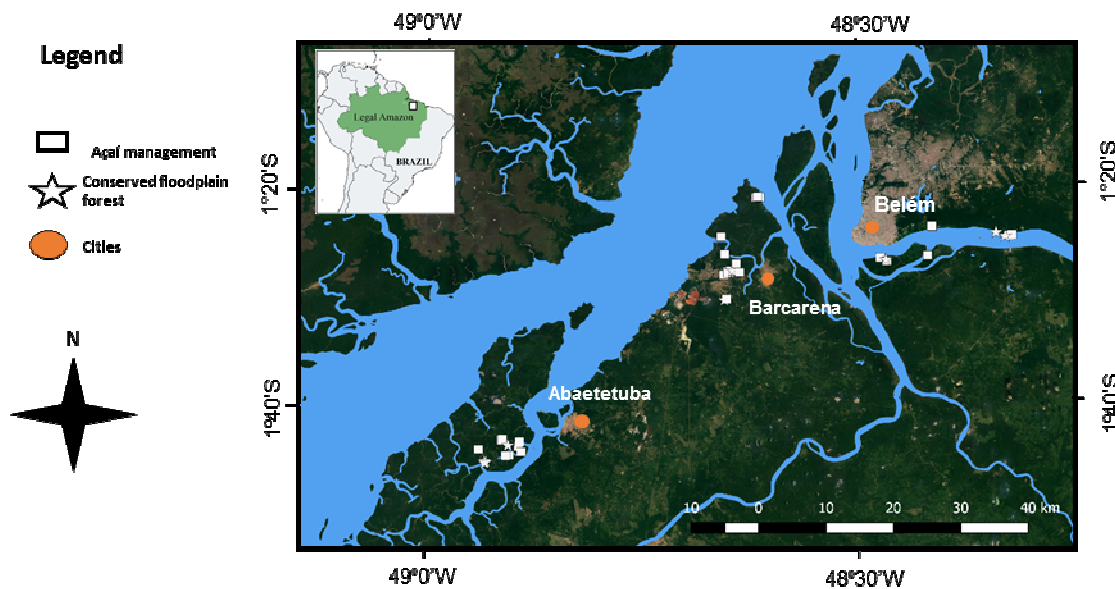


Figure 1. Location of the study area in the Amazon tidal floodplain near the metropolitan region of Belém, Pará state, Brazil.

The exploitation of açai palms occurs in different contexts in this region. In upland forests, exploration occurs on large farms, requiring more technology to supply the nutrients and water demanded by the palms, and can be exploited in conciliation with other agroforestry systems (Weinstein & Moegenburg, 2004). In lowland forests, the focus of this study, the management is conducted by riverine families, with less investment of financial capital and in small rural properties with an average size of 100 ha (Brondízio, 2008). Near Belém, it is common for locals to plant *cacau* (*Theobroma cacao* L.) along with açai, as an alternative source of income. While in Abaetetuba, the historical precedent of sugar cane

exploitation that stopped 30 years ago and the highest recorded rural population density, favored the higher density of açai in the study region (C.Barros & Uhl, 1999; IBGE, 2015) this boosted the densification of açai from the 90's. Despite this, we distributed plots in areas of different management intensities in all municipalities, regardless of their usage history.

SAMPLING DESIGN

We established 47 10 m ×100 m plots distributed in native forest under different intensities of açai management, forming a gradient of increasing number of açai clumps, from natural populations to the highest level of management, collected from April to June 2016, according Gentry (1988). Of these 47 plots, 36 were selected in a previous study (Freitas et al., 2015) by means of stratified random sampling, prioritizing variations in açai density in riverine properties. From this previous list and in the complementary samplings, we selected individuals of arboreal species and shrubs with diameter at breast height (DBH) ≥ 5 cm, excluding palms due to the difficulty in measuring their functional traits. Samples were collected and compared with specimens deposited in the Museu Paraense Emílio Goeldi herbaria (MG).

NATURAL DISTURBANCE

Elevation (ELEV) was measured at 10 points scattered within each plot and an average was used to assess the potential synergistic effect of flooding as natural disturbance on life strategies and functional diversity of the plant assemblages. Elevation can act as a flood frequency proxy in the floodplains of the Amazon estuary because the water column reaches low elevation sites when the local tide rises. Thus, topography is negatively associated with flood. To this end, we use the mean of 10 randomly measured points within the plot by means of a Quickbird satellite imagery available in Google Earth™ (version 7.3, Google, 2017).

CHRONIC ANTHROPOGENIC DISTURBANCES

Açai clump density expressed as number of açai stems (AS) per hectare (stems ha⁻¹) was the main indicator of disturbance used in this study. This value increases with

management intensity, because açai seedlings are light demanding and local human populations remove tall canopy trees (Freitas et al., 2015). We used the open canopy as a proxy for disturbance, since the introduction of açai stems requires the elimination of tree and shrubs plants that make shade in the forest. Therefore, we evaluated average canopy openness (CO) by taking 30 hemispherical photographs within each plot with an digital camera and fisheye lens. Pictures were taken at one meter above ground level, between 8:00 AM and 10:00 AM.

Anthropogenic and/or natural disturbances can modify the nutrients in the soil, directly affecting the cycling and productivity of ecosystems. Therefore, we investigated soil fertility through three samples at the beginning (0 m), middle (50 m) and end (100 m) of the plot by means of mixed surface samples (0–20cm surface layer) in each plot. These soil samples were homogenized and sent to the soil laboratory of EMBRAPA (Brazilian Agricultural Research Corporation — Eastern Amazon), where they were dried and subjected to analyses of soil resistance (exchangeable bases: Ph-H₂O), cation exchange membrane resistance(Al), and nutritional needs (*P, K, Na, Ca, Mg, organic matter*) of plants and the physical components of the soil (organic matter and silt) (Embrapa, 1997), following Pinho et al. (2017).

TRAIT RESPONSES AND FUNCTIONAL DIVERSITY METRICS

To evaluate if our sample effort was sufficient to generate a satisfactory proportion between number of individuals per species, we used the coverage sampled areas, using an estimator of the sample coverage as an indicator of sample exposure with the INEXT online program (Chao, Ma, & Hsieh, 2016). We reached 72% of the species and 75% of the individuals inventoried from the 47 plots compared to the 36 plots of an earlier taxonomic inventory (Freitas et al., 2015) which are also part of this study, leading to an estimated coverage of 97% along the management gradient. From a total of 120 species of trees and shrubs inventoried, we selected from 3 to 27 individuals per species across the management gradient (mean 5.3), selecting those individuals most exposed to the sun and without apparent physical damage. The functional traits were measured from at least three whole branches of each individual and took samples of leaves and branches that were exposed to the sun and without signs of herbivory or other physical damages.

We choose eight traits associated with plant life history strategy and one associated with natural flood disturbance in floodplain forests: maximum plant height (Hmax; expressed

in meters), which is associated with competitive ability and dispersal; stem specific density (SSD; $\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$), is negatively associated with growth potential and positively associated with longevity; specific leaf area (SLA; $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$), leaf dry matter content (LDMC; $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) and leaf thickness (Lth; mm), which reflect adaptive conditions of the plants to energy demand and water balance and correlate with resource use strategies, and with the trade-off between photosynthetic potential and nitrogen acquisition and herbivory; stomatal density (SD; $\text{n} \cdot \mu\text{m}^{-2}$) and area (SA; μm^2), which are associated with water transport in the xylem and water loss by evapotranspiration and stomatal conductance; and finally, seed mass (SM; g), which reflects dispersion syndromes and may be associated with a trade-off between seedling survival and colonization ability (Díaz et al., 2016; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). With the exception of SM, which was collected from the literature (H. Lorenzi, 2002, 2009; Harri Lorenzi, 2008; Wittmann et al., 2010), traits were estimated locally following the guidelines of Pérez-Harguindeguy et al. (2013). SD and SA were measured from surface impressions of the mid-blade abaxial leaf surface with instant dry glue, and then checked with a microscope using a millimeter slide.

We used functional diversity indices that express different characteristics of the community so that we could more clearly assess how the main niche aspects are affected by disturbance (Mouillot et al., 2013; van der Plas, van Klink, Manning, Olff, & Fischer, 2017). To this end, we use two complementary indices proposed by Villéger *et al.* (2008, functional richness-Fric) and Laliberté and Legendre (2010, functional dispersion-Fdis), using the *FD* package (Laliberté, Legendre, & Bill Shipley, 2015) for R version 3.4.1 (R Development Core Team, 2017).

DATA ANALYSIS

We used the *Hemiphot.R* script that was made available by Steege (2018) to generate canopy openness values using the following equation: $\text{canopy openness} = \sum_{\alpha=0.5}^{89.5} [O_{\alpha} \cdot A_{\alpha} / A_{\text{tot}}]$, where O_{α} = sum of the openness per circle, and $A_{\alpha} / A_{\text{tot}}$ = proportion of the circle in the total area. Soil attributes were log-transformed in order to normalize and standardize the distribution to zero mean and unit variance. Then, a principal component analysis was performed to produce orthogonal axes to be used in the models. The first two axes of the PCA explained 43.4% and 24.6% of the variation in the dataset, respectively (Table S1, Figure S2, supplementary material). *AI* presented a positive

association with areas of lower açaí stem density, while the other attributes of the soil were associated more strongly with areas under more intense management, thus demonstrating that the management led to the enrichment of soil nutrients in this landscape. Hence, the first axis reflected a gradient associated with infertility (INFERT), where areas under lower levels of management were had lower pH and had high concentrations of *Al*, while areas under higher levels of management, were had higher pH and had more nutrients (mainly *Ca* and *Ca + Mg*).

Standard effect size (SES) was used to test for significant deviation between observed and random communities, and was calculated as follows: $SES = (FDis_{obs} - FDis_{null})/FDis_{SD}$; where $FDis_{obs}$ is the $FDis$ value observed in the assemblage, while $FDis_{null}$ and $FDis_{SD}$ are the mean value and standard deviation, respectively, of the null distribution of $FDis$ values generated for each assemblage (Gotelli & Graves, 1996). SES values below zero indicate that the trait distribution patterns are more convergent than expected by chance, while positive values reflect a more divergent trait distribution than expected by chance. We calculated the community-weighted mean (CWM) of each functional trait, using the mean values of the eight traits of each species (Hmax, SSD, SLA, LDMC, Lth, SD, SM and SA), weighted according to their local abundance. The CWM was calculated as: $\sum_{i=1}^n p_i \times trait_i$, where p_i is the relative contribution of species i to the community, and $trait_i$ is the trait value of species i . This reflects the dominant trait value of the community (Garnier et al., 2004) and was calculated with the *FD* package (Laliberté et al., 2015) for R version 3.4.1 (R Development Core Team, 2017).

We used an information-theoretic approach and multi-model inference to assess the relative effect of predictor on response variable (Burnham & Anderson, 2002). All predictors were scaled and centered using *z-scores* to allow a comparison of regression coefficients. To avoid collinearity, we excluded all models whose predictors had correlation coefficients greater than 0.5 through the *max.r* function in the *dredge* package (Jaffé, 2016). We generated models representing all combinations of explanatory variables (INFERT, ELEV, CO, AS, ELEV:AS), including the interaction between ELEV: AS, to evaluate a potential synergistic effect of natural and anthropic disturbance on composition and functional diversity. We calculated the Akaike information criterion corrected for small samples (AICc) and used parameter estimates generated by the Akaike weights (w_i) for each model (w_i). Models that presented $\sum w_i < 0.95$ were considered within the 95% confidence parameter to represent the best models and those with $\Delta AIC < 2$ were considered to have similar plausibility (Burnham & Anderson, 2002). We compared the average of the adjustment percentage of the most

plausible models ($\Delta AIC < 2$) weighted by the null model as a quality adjustment index, in which the model differs from that expected by chance. The explanatory variables were considered important for a given response variable if: (i) they showed a high sum of Akaike weights (i.e., considering each candidate model in which they appeared); and (ii) the model-averaged unconditional variance was lower than the model-averaged parameter estimate. The percentage of deviance explained by the model compared to the deviation explained by the null model was considered a measure of adequacy of the best model (residual deviance of the null model – residual deviance of the model/residual deviance of the model); this is a proxy of the size of the effect of the most important explanatory variables in each response variable (Crawley, 2013). All models were generated using the *dredge* function inside the *MuMIn* package (Barton, 2018) for the R version 3.4.1 (R Development Core Team, 2017).

RESULTS

We recorded 120 species and 2,405 individuals in 47 plots under different levels of management intensity (Table S3, supplementary material). Mean açai stem density varied between 60 and 1260 clumps ha^{-1} in the more managed sites (mean 487.3 ± 273.7 clumps ha^{-1}), and between 20 and 210 clumps in the less managed plots (mean 73.84 ± 61.6 clumps ha^{-1}). The most representative families in the managed plots were: Fabaceae (14%), Euphorbiaceae (13%) and Myristicaceae (13%), with *Theobroma cacao* L., *Pterocarpus santalinoides* DC and *Virola surinamensis*(Rol. ex Rottb.) Warb. being the most abundant species (62.9%, 40.6% and 37.6%, respectively). In control plots the most representative families were: Fabaceae (8.6%), Meliaceae (8.6%) and Lecythidaceae (8%), with *T.cacao* (13.4%), *Pentaclethra maculosa* (Willd.) Kuntze (7%) and *Taralea oppositifolia* Aubl. (6%) being the most abundant species (Table S3, supplementary material).

Among the explanatory variables used as a proxy for CAD, we observed that açai density led to reductions in Lth ($D = 10\%$, $z = 1.1$), while soil infertility significantly and positively altered LDMC ($D = 19\%$, $z = 2.2$, $p < 0.01$) and SSD ($D = 19\%$, $z = 0.9$, figure 2a). Plot elevation, a proxy for flood frequency, showed a tendency to increase SSD, because it presented a high sum of AIC and the unconditional variance of the model was smaller than the estimate of the mean parameter ($D = 19\%$, $z = 1$, figures 2d and a, respectively). Canopy opening showed a tendency to reduce SA, because it presented a high sum of AIC and the unconditional variance of the model was smaller than the estimate of the mean parameter (D

= 26.6%, $z = -1.6$, Figure 2b). Density of açai stems showed a tendency to increase Lth, because it presented a high sum of AIC and the unconditional variance of the model was smaller than the estimate of the mean parameter, despite the low percentage of variation explained by the complete model ($D = 10\%$, $z = 1.1$, figure 2e, Table S2, supplementary material). The other attributes evaluated here did not present significant results and the null model was among the best models (Figure S1, supplementary material). The percentage of variation explained by the complete model showed that the management intensity reduced SES.FRic ($D = 44\%$, AS, $z = -4.3$, $p < 0.001$, figures 2c and 3a).

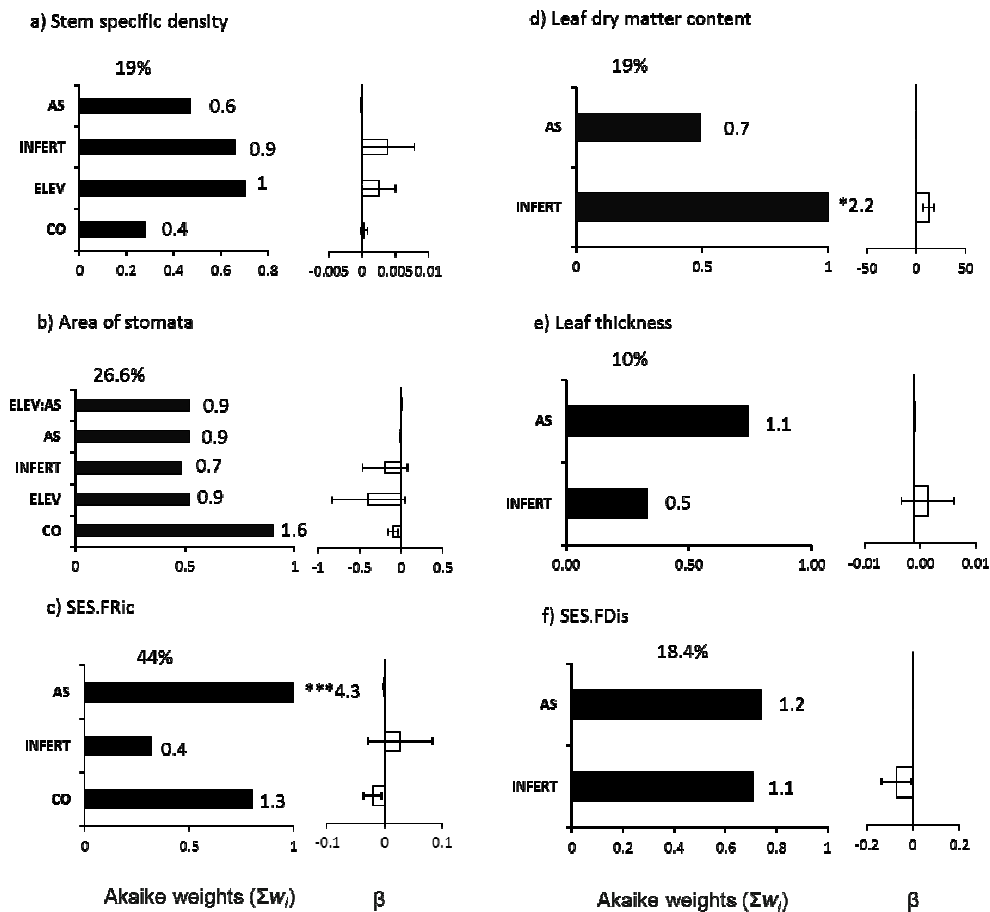


Figure 2. Best models generated from the community-weighted means (CWM) of functional traits and standard effect size of the functional dispersion (SES.FDis) and functional richness (SES.FRic) subjected to natural (elevation) and anthropogenic disturbance (açai stem density - AS, fertility – FERT and canopy openness - CO), as the interaction term between elevation and disturbance (ELEV:AS), under different conditions of açai management in the Amazon estuary. The sum of Akaike weights (Σw_i) shows the importance of each variable (black bars, panels in the left side) and their respective z-scores. Panels in the right side indicate the values of model-averaged parameter estimates (β) and unconditional variance of information-theory-based model selection and multimodel inference. *P-values*: 0 '***', 0.001 '**' and 0.01 '*'.

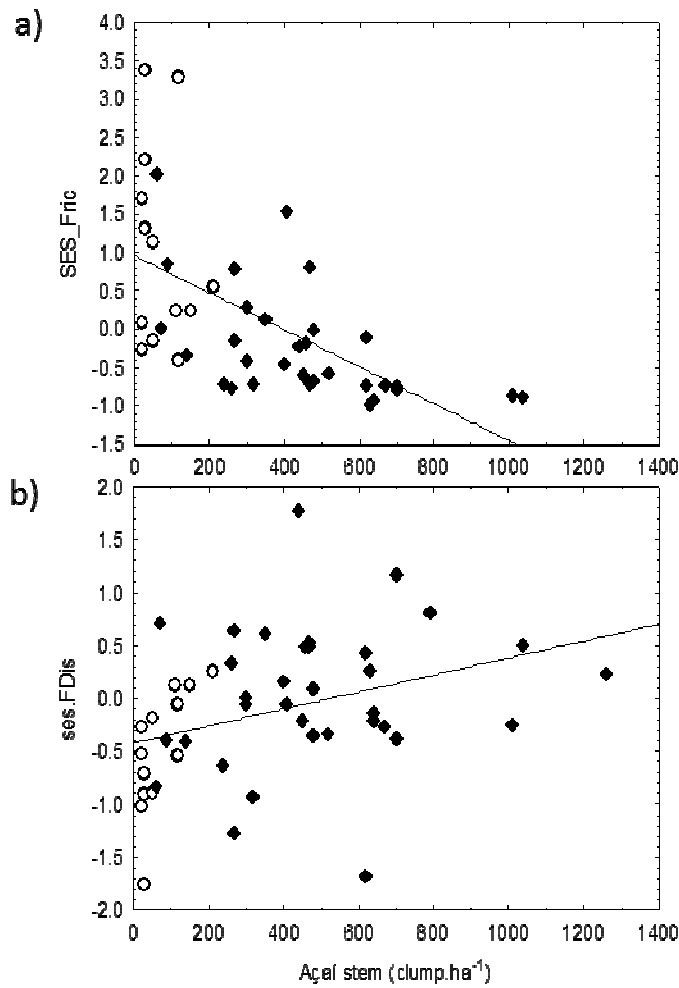


Figure 3. Scatter plot of the standard effect size of the functional richness (SES.Fric) (a) and functional dispersion (SES.Fdis) (b) and its relationship with açai stem density in the community of plants in the Amazon estuary.

Discussion

Here, we found that açai palm fruit exploitation negatively impacts functional diversity and leads to increased uniformity in the distribution of attributes in the community. This was evident in the CWM of the functional attributes, since there was a transition from more conservative to acquisitive attributes (plants with lower stem density, thicker leaves, with lower dry matter content and less stomatal area), influenced directly by açai, or indirectly by soil fertility or canopy openness. Contrary to our expectations, flooding exerted little influence on composition and functional diversity, being important only for reducing stem density, but in a non-synergistic way.

Increases in açai stem density (AS) reduced the functional space occupied by tree and shrubs plants in the community (SES.FRic) and increased the uniform distribution of

attributes among the remaining species (SES.FDis). This indicates a change in the availability of attributes in the community, making it functionally similar with less occupied and more uniform functional space given the occupation of the functional space by the increment of attributes provided by the remaining individuals. This was evident when we evaluated the relationship of some functional attributes CWM with CAD variables, such as fertility. Forests under higher levels of management showed higher soil fertility and leaves with lower dry matter content (LDMC). Moreover, we noticed less niche occupancy by assemblies with less SSD in flooded and fertile environments, but these effects were not additive. That is, flooded environments under high levels of management have directional effects for the selection of trees and shrubs plants with lower wood density, which is probably related to the acquisition of nutrients. Thus, slow-growing species with high investment in resource conservation have been eliminated from the system, demonstrating a pattern of response to disturbance similar to that of acute disturbance. This indicates that the range of available strategies (K strategies) is reduced in assemblages that invest in reproduction through fast-growing resource acquisition strategies (Wright et al., 2004; Craine, 2009; Lebrija-trejos et al., 2010a; Carreño-Rocabado et al., 2016).

R-strategist plants are characterized by rapid growth and investment in production of small and abundant seeds to compensate for short disturbance cycles that culminate in the reduction of plant fitness (Craine, 2009; Gurevitch, Scheiner, & Fox, 2009). Our results indicate that this strategy was predominant in the forest under high levels of CAD (high fertility, management and canopy openness), represented by assemblages with low leaf dry matter content, stem specific density, stomata area and high leaf thickness, which is typical of initial successional stages (e.g. pioneer and early secondary successional species, Figures S3 and S6, supplementary material). This was also evident in other attributes other attributes evaluated by direct ordination (seed mass and Lth, Figures S4 and S5, supplementary material, respectively), although inconclusive according to the generated models (Table S3, supplementary material). This is due to the fact that plants with low LDMC and SSD also presented lower seed mass and Lth, common traits in r-strategist plants (Grime, 1977; Westoby, Falster, Moles, Vesk, & Wright, 2002; Craine, 2009; Díaz et al., 2016). In spite of this, we also found species of advanced successional stages in managed floodplain areas (late secondary successional and climax species) which could have established there due to a potential intraspecific variation of attributes, supporting a plastic response to different management conditions (Amaral et al., 2009; Sfair et al., 2018). These species are of great

importance as timber (*V. surinamensis*, *Cedrela odorata* L. and *Carapa guianensis* Aubl.) and non-timber (*C. guianensis* and *T. cacao*) forest products and are therefore kept during thinning by local populations. *Pterocarpus santalinoides*, however, is commonly found in managed forests; it is little used by local populations, but it is highly adapted to flooding and disturbance. Its rapid growth, production of anchor roots and high wood density makes it difficult to cut. High light incidence in intensely managed environments favors the emergence of populations of this species (Figure S10, supplementary material). We found that despite the predominance of r-strategist species in the managed floodplain forest, trees and shrubs plants of different strategies and successional stages are retained in this system, aiding in the cycling of nutrients and environmental services due to their adaptation to natural disturbances (Maurenza, Marengo, Parolin, & Piedade, 2012; Parolin, 2012).

Less managed environments tend to present greater cycling of nutrients as the biomass is in constant decomposition in the soil, creating a positive feedback for maintenance of fertility. Our results, however, showed that fertility worked in the opposite way, being greater in environments under greater levels of management, leading to acquisitive foliar traits. This difference in fertility may be associated with two processes: the constant exchange of allochthonous nutrients in flooded forests of the estuary and the decomposition of açai palm leaves in managed environments. Sediment deposition along the tributaries leads organic material and nutrients upstream and downstream, transferring them to environments under intense açai exploration (Junk, Wittmann, Schöngart, & Piedade, 2015). This may dampen a possible nutritional deficit due to reduced cycling, being partially complemented by the local deposition of açai palm leaves. The higher availability of nutrients favors competitively açai palms, making it difficult for the establishment of conservative species in terms of resources that, besides suffering from selective thinning, lose to competitive species that tolerate stress by investing in rapid growth.

We found that SSD varied more strongly with elevation than any disturbance associated with açai management, even considering the negative relationship of soil fertility with SSD. This shows that, although no additive effect was found, as we initially hypothesized, flooding acts as a primary filter for characteristics that drive growth and mortality rates in woody assemblages in the Amazon estuary (Parolin, I, Albernaz, & Almeida, 2004; Maurenza et al., 2012; Wittmann et al., 2013). This is due to the constant abiotic pressure of flood pulses that impose on plants the need for characteristics that are capable of withstanding hypoxia, such as lenticels, pneumatophores and aerenchyma that are

typical of plants with lower wood densities, favoring their growth as resource acquisition strategies (Lobo & Joly, 1998; Parolin, 2009). This pattern is reinforced by lower fertility in higher elevations, which facilitates the establishment of species with different conservation strategies, but which are lost as disturbance increases.

Another consequence of CAD is the increase in light penetration that acts as a limiting factor for the availability of nutrients in the tropics (Craine, 2009). Our results show a strong relationship between stomatal area and canopy openness, despite the fact that part of the variation was explained by chance. Lower values of stomatal area, when present in areas with greater light availability, indicate less investment in stomatal conductance, thus avoiding the loss of water by evapotranspiration and reducing investment in stomata as a consequence of the leaf economic spectrum (Wright et al., 2004; Brodribb, McAdam, Jordan, & Feild, 2009). Such species are, therefore, able to tolerate both flooding and disturbance and remain highly productive under extremely levels of disturbed.

Low functional volume occupied by assemblages (SES.FRic) and the uniformity in the distribution of attributes (SES.FDis) in the community reflects the dynamics of variation of taxonomic diversity and distribution of abundance associated with the remaining species. Managed environments had lower density, dominance and richness in comparison to control environments, as also found by Freitas et al. (2015). This may be leading the assemblages to a lower functional richness and higher uniformity represented by dominance of attributes weighted according to local abundance that are distributed in the remaining functional space (Schellenberger Costa et al., 2017). Thus, our data indicated that the increase of açai management intensity substantially altered the identity and functionality of the species with consequent losses of associated essential functions such as nutrient cycling and primary productivity in estuarine floodplains (Maestre et al., 2016).

IMPLICATIONS FOR GOVERNANCE AND CONSERVATION STRATEGIES

Our results demonstrate that the intensification of açai palm management in floodplains of the Amazon estuary has led to more homogeneous functions and strategies in the tree and shrub communities, indicated by the reduced functional space they occupied and the increased uniformity of functional traits. This demonstrates that NTFP extraction in this context leads to the impoverishment of the standing forests and to the replacement of k-strategist by r-strategist taxa, which may hamper the resilience of the system in the face of

global climate change and CAD. This is similar to what happens in rainforests under acute anthropic disturbance, such as pastures and areas subjected to logging and fires.

The normative instruction nº 09/2014, provides for minimum quantification of non-monoculture forest for the maintenance of ecosystem functions and services, based on the assumption that the extraction of palm hearts and açai fruits are considered activities of low environmental impact, provided that good management practices are used (Brasil, 2014). For properties up to 100 ha, there is no need for environmental licensing when maintaining up to 400 clumps ha⁻¹ (Brasil, 2014). However, this density is sufficient to change the distribution of functional wealth from dispersed to clustered, representing a strong filter that tends to reduce the functional space and the possibility of reduced forest resilience in situations of intensive management. Although normative instruction nº 09/2014 suggests the maintenance of 250 individuals of dicotyledonous species per hectare, this does not clarify which species should be prioritized. In an earlier study, it was possible to verify the taxonomic simplification with the increase of açai stem density, making the environment dominated by common species and poor floristically (Freitas et al., 2015). With current legislation and from the point of view of our results, it is possible that the remaining assemblages represent high functional redundancy and thereby become more vulnerable to climate change and land use change (Laurance et al., 2006; Pillar et al., 2013). These implications reinforce the need to maintain a conserved or extensive forest around areas of açai management to promote ecosystem services such as pollination (Campbell et al., 2018). Neglecting this paradox can further compromise the future of this ecosystem, mainly considering other projects of verticalization and intensification of açai production in the floodplain (Pará 2030), besides the government incentives that promote greater economic security to the riverine people and boost them to promote greater intensification of the management (Tagore, Do Canto, & Sobrinho, 2018). Moreover, further studies addressing habitat loss and fragmentation in forests associated with açai management are necessary to test the hypotheses that have been proven in the case of acute disturbances, such as the effect of habitat isolation, loss and fragmentation on the remaining assemblages as a way to ensure the sustainable use of this ecosystem.

Authors' Contributions

MABF, ICGV and MT conceived the experimental design; MABF collected field data; JLLM, CPC and VA assisted with data analyses; MABF wrote initial draft of manuscript, and all authors contributed to subsequent revisions.

Acknowledgements

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001 and the INCT Biodiversidade e Uso da Terra - process 574008/2008. We would like to thank the rural farmers who assisted in the collection and made available the access to their sites during the research. We also thank the Graduate Program in Plant Biology and the CAPES (Coordination of Improvement of Higher Level Personnel) for the opportunity of doctoral training and the provision of a scholarship for MABF, respectively. We thank Júlia Caram Sfair for the contributions in the preparation of the project, and Diego Pires and Bruno Pinho for contributions in the data analysis.

References

- Amaral, D. D. do, Vieira, I. C. G., Almeida, S. S. De, Salomão, R. de P., Silva, A. S. L. da, & Jardim, M. A. G. (2009). Checklist da flora arbórea de remanescentes florestais da região metropolitana de Belem e valor historico dos fragmentos, Pará, Brasil. *Boletim Do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais*, 4 (3), 231–289.
- Asefa, M., Cao, M., Zhang, G., Ci, X., Li, J., & Yang, J. (2017). Environmental filtering structures tree functional traits combination and lineages across space in tropical tree assemblages. *Scientific Reports*, 7(1), 1–11. doi:10.1038/s41598-017-00166-z
- Barlow, J., Lennox, G. D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A. C., MacNally, R., ... Gardner, T. A. (2016). Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, 535(7610), 144–147. doi:10.1038/nature18326
- Barton, K. (2018). Package “MuMIn” Title Multi-Model Inference. *Cran-R*, (1), 74. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>
- Brasil. Instrução normativa nº 09, de 30 de dezembro de 2013. Dispõe sobre a criação da Declaração Ambiental e sobre do Relatório Ambiental Anual (2014). Belem, PA: Imprensa Oficial do Estado do Pará.

- Brodribb, T. J., McAdam, S. a M., Jordan, G. J., & Feild, T. S. (2009). Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *The New Phytologist*, 183(3), 839–47. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02844.x
- Brondízio, E. S. (2008). *The Amazon caboclo and the açaí palm - forests farmers in the global market*. New York Botanical Garden Pr Dept.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Ecological Modelling* (2^a, Vol. 172). New York, NY. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004
- C.Barros, A., & Uhl, C. (1999). The Economic and Social significance of logging operations on the Floodplains of the Amazon Estuary and prospect for ecological sustainability. In C. Padoch, J. M. Ayres, M. Pinedo-Vasquez, & A. Henderson (Eds.), *Várzea: diversity, development, and conservation of Amazonia's whitewater floodplains* (13th ed., pp. 153–168). The New York Botanical Garden: Advances in Economic Botany.
- Campbell, A. J., Carvalheiro, L. G., Maués, M. M., Jaffé, R., Giannini, T. C., Freitas, M. A. B., ... Menezes, C. (2018). Anthropogenic disturbance of tropical forests threatens pollination services to açaí palm in the Amazon river delta. *Journal of Applied Ecology*. doi:10.1111/1365-2664.13086
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Diaz, S., Quétier, F., Chuvina, J., & Poorter, L. (2016). Land-use intensification effects on functional properties in tropical plant communities. *Ecological Applications*, 26(1), 174–189. doi:10.1007/s13398-014-0173-7.2
- Chao, A., Ma, K. H., & Hsieh, T. C. (2016). iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Retrieved from http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Craine, J. M. (2009). *Resource strategies of wild plants*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Crawley, M. J. (2013). *The R Book*. Wiley (2^a). Chichester: John Wiley & Sons, Ltd. doi:10.1007/s007690000247
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Nielson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., ... Wotton, B. M. (2001). Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience*, 51(9), 723.

doi:10.1641/0006-3568(2001)051

- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 1–17. doi:10.1038/nature16489
- Embrapa. (1997). *Manual de métodos de análise de solo* (2nd ed.). Rio de Janeiro: EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Solos.
- Falesi, I. C., & Silva, B. N. R. da. (1999). *Ecossistemas de varzea na região do baixo Amazonas. Belém: Embrapa Amazônia Oriental*. Belem: Embrapa Amazônia Oriental.
- Freitas, M. A. B., Vieira, I. C. G., Albernaz, A. L. K. M., Magalhães, J. L. L., & Lees, A. C. (2015). Floristic impoverishment of Amazonian floodplain forests managed for açaí fruit production. *Forest Ecology and Management*, 351, 20–26. doi:10.1016/j.foreco.2015.05.008
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 1–34.
- Google. (2017). Google earth pro. Retrieved from <https://www.google.com/earth/>
- Gotelli, N. J., & Graves, G. R. (1996). *Null Models in Ecology*. Washington, D.C., USA: Smithsonian Institution Press.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194.
- Group, C. C. & I. D. (2018). Original and translated papers as well as comments on papers by Wladimir Köppen. Retrieved September 25, 2018, from <http://koeppen-geiger.vu-wien.ac.at/koeppen.htm>
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., & Fox, G. A. (2009). *Ecologia vegetal*. (F. G. Becker, L. da S. Duarte, L. R. Dillemburg, P. L. de Oliveira, S. C. Müller, & S. M. Hartz, Eds.) (2nd ed.).

Porto Alegre: Artmed.

- IBGE. (2015). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - Produção da Extração Vegetal e da Silvicultura 2015. Retrieved February 2, 2018, from http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/economia/pevs/2015/default_xls.shtm
- Instituto Nacional de Meteorologia - INMET. (2017). Retrieved from <http://www.inmet.gov.br/portal/>
- Jaffé, R. (2016). max.r function. Retrieved November 9, 2018, from https://github.com/rojaff/dredge_mc
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Wittman, F., Schongart, J., & Parolin, P. (2010). *Amazonia floodplain forests*. (W. J. Junk, M. T. F. Piedade, F. Wittman, J. Schongart, & P. Parolin, Eds.), *Springer* (Vol. 210). New York: Springer.
- Junk, W. J., Wittmann, F., Schongart, J., & Piedade, M. T. F. (2015). A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management*. doi:10.1007/s11273-015-9412-8
- Laliberté, E., Legendre, P., & Bill Shipley. (2015). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12, 1–28. doi:<http://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>
- Laliberte, E., Legendre, P., Ecology, S., & January, N. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits A distance-based framework for measuring from multiple traits functional diversity. *Ecology*, *91*(1), 299–305. doi:10.1890/08-2244.1
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A. C., Fearnside, P. M., Ribeiro, J. E. L., & Capretz, R. L. (2006). Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, *87*(2), 469–482.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. a., Poorter, L., Pérez-García, E. a., & Bongers, F. (2010a). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *12*, 267–275. doi:10.1016/j.ppees.2010.09.002
- Lebrija-trejos, E., Pérez-garcía, E. A., Meave, J. A., Bongers, F., & Poorter, L. (2010b).

- Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system Published by: Ecological Society of America Functional traits and environmental drive community filtering in a species-rich tropical system assembly. *Ecology*, 91(2), 386–398. doi:10.1890/08-1449.1
- Levis, C., Costa, F. R. C., Bongers, F., Peña-Claros, M., Clement, C. R., Junqueira, A. B., ... ter Steege, H. (2017). Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science*, 355(6328), 925–931. doi:10.1126/science.aal0157
- Lobo, P. C., & Joly, C. A. (1998). Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. In F. R. Scarano & A. C. Franco (Eds.), *ECcophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics* (pp. 137–156). Rio de Janeiro: Series Oecologia Brasiliensis, vol. IV.
- Lorenzi, H. (2002). *Arvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*. (vol1. 4. e). Nova Odessa: Plantarum.
- Lorenzi, H. (2008). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil* (vol 3. 1 e). Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Lorenzi, H. (2009). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil* (vol2. 3. e). Nova Odessa: Plantarum.
- Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Soliveres, S., Sonia, K., Delgado-baquerizo, M., Bowker, M. A., ... Roberto, L. (2016). Structure and Functioning of Dryland Ecosystems in a Changing World. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 47, 215–37. doi:10.1146/annurev-ecolsys-121415-032311
- Maurenza, D., Marengo, R. a., Parolin, P., & Piedade, M. T. F. (2012). Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, 96(1), 7–13. doi:10.1016/j.aquabot.2011.09.003
- Mouillot, D., Graham, N. a J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), 167–177. doi:10.1016/j.tree.2012.10.004
- Nadkarni, M., & Kuehl, Y. (2013). Forests beyond trees : NTFPs as tools for climate change

mitigation and adaptation, (74).

- Odum, E. P., & Barret, G. W. (2013). *Fundamentos de ecologia* (1st ed.). São Paulo: Cengage Learning.
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137–149. doi:10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x
- Pará, 2030. (2030). Secretaria de Estado de Desenvolvimento Econômico, Mineração e Energia (SEDEME). Retrieved November 20, 2018, from <http://para2030.com.br/>
- Parolin, P. (2009). Submerged in darkness : adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, 103, 359–376. doi:10.1093/aob/mcn216
- Parolin, P. (2012). Diversity of adaptations to flooding in trees of amazonian floodplain. *Pesquisas, Botânica*, 63, 7–28.
- Parolin, P., I, L. V. F., Albernaz, A. L. K. M., & Almeida, S. S. De. (2004). Tree species dsitribution in varzea forests of brazilian Amazonia. *Folia Geobotanica*, 39, 371–383.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Thompson, K. (2013). New Handbook for standardized measurment of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Pillar, V. D., Blanco, C. C., Müller, S. C., Sosinski, E. E., Joner, F., & Duarte, L. D. S. (2013). Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 963–974. doi:10.1111/jvs.12047
- Pinho, B. X., de Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Pierce, S., Lohbeck, M., & Tabarelli, M. (2017). Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology*, (December 2016), 1–11. doi:10.1111/1365-2745.12843
- Quazi, S. A., & Ticktin, T. (2016). Understanding drivers of forest diversity and structure in managed landscapes: Secondary forests, plantations, and agroforests in Bangladesh. *Forest Ecology and Management*, 366, 118–134. doi:10.1016/j.foreco.2016.01.024
- Reich, P. B. (2014). The world-wide “fast–slow” plant economics spectrum: a traits

- manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. doi:10.1111/1365-2745.12211
- Ribeiro, E. M. S., Santos, B. A., Arroyo-Rodriguez, V., Tabarelli, M., Souza, G., & Leal, I. R. (2016). Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology*, (JANUARY). doi:10.1890/15-1122.1
- Schellenberger Costa, D., Gerschlauser, F., Pabst, H., Kühnel, A., Huwe, B., Kiese, R., ... Kleyer, M. (2017). Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro. *Journal of Vegetation Science*, 28(4), 684–695. doi:10.1111/jvs.12542
- Schmidt, I. B., Mandle, L., Ticktin, T., & Gaoue, O. G. (2011). What do matrix population models reveal about the sustainability of non-timber forest product harvest? *Journal of Applied Ecology*, 48(4), 815–826. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.01999.x
- Sfair, J. C., Bello, F. de, França, T. Q. de, Baldauf, C., & Tabarelli, M. (2018). Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environ. Res. Lett.*, 13. doi:10.1088/1748-9326/aa9f5e
- Shahabuddin, G., & Prasad, S. (2004). Assessing Ecological Sustainability of Non-Timber Forest Produce Extraction: The Indian Scenario. *Conservation and Society*, 2(2004), 235–250.
- Singh, S. P., & Barbier, E. B. (1996). Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, 24(7), 1–2. doi:10.1017/S0376892998000010
- Tagore, M. D. P. B., Do Canto, O., & Sobrinho, M. V. (2018). Políticas públicas e riscos ambientais em áreas de várzea na Amazônia: o caso do PRONAF para produção do açaí. *Desenvolvimento E Meio Ambiente*, 45(0), 194–214. doi:10.5380/dma.v45i0.51585
- Team, R. D. C. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Trauernicht, C., & Ticktin, T. (2005). The effects of non-timber forest product cultivation on the plant community structure and composition of a humid tropical forest in southern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 219(2–3), 269–278. doi:10.1016/j.foreco.2005.09.005
- van der Plas, F., van Klink, R., Manning, P., Olff, H., & Fischer, M. (2017). Sensitivity of

- functional diversity metrics to sampling intensity. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(9), 1072–1080. doi:10.1111/2041-210X.12728
- Villéger, S., Mason, W. H. N., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301.
- Vogt, N. D., Pinedo-Vasquez, M., Brondízio, E. S., Almeida, O., & Rivero, S. (2015). Forest Transitions in Mosaic Landscapes: Smallholder's Flexibility in Land-Resource Use Decisions and Livelihood Strategies From World War II to the Present in the Amazon Estuary. *Society & Natural Resources*, 28(10), 1043–1058. doi:10.1080/08941920.2015.1014603
- Weinstein, S., & Moegenburg, S. (2004). Açai palm management in the Amazon estuary: course for conservation or passage to plantation? *Conservation & Society*, 2(2), 315–346.
- 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. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33, 125–59. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Wittmann, F., Householder, E., Piedade, M. T. F., de Assis, R. L., Schöngart, J., Parolin, P., & Junk, W. J. (2013). Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography*, 36(6), 690–707. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07723.x
- Wittmann, F., Schöngart, J., Brito, J. M. de, Wittmann, A. de O., Piedade, M. T. F., Parolin, P., ... Guillaumet, J.-L. (2010). *Manual de árvores de varzea da Amazônia Central: taxonomia, ecologia e uso = Manual of trees from Central Amazonian varzea floodplains: taxonomy, ecology and use*. (M. Cohn-Haft & I. D. K. Ferraz, Eds.). Manaus: Editor INPA.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Gulias, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

Supplementary Material

Table S1. Mean and standard deviation (SD) of all soil variables analyzed in 47 forest patches in the Amazon river delta, Pará, Brazil, showing the loadings of variables on the first two axes of the principal component analysis (PCA).

Soil attribute	Mean	PC1	PC2
MO (g.kg ⁻¹)	38.34 (±20.89)	-0.22	-0.33
pH (H ₂ O)	5.19 (±0.39)	-0.33	0.45
P (mg.dm ⁻³)	5.14 (±2.21)	-0.18	-0.23
K (mg.dm ⁻³)	59.55 (±27.02)	-0.37	-0.34
Na (mg.dm ⁻³)	60.77 (±30.45)	-0.25	-0.32
Ca (cmolc.dm ⁻³)	7.41 (±30.12)	-0.44	0.21
Ca.Mg (cmolc.dm ⁻³)	19.16 (±86.92)	-0.43	0.12
Al (cmolc.dm ⁻³)	2.05 (±1.7)	0.31	-0.50
Silt (g.kg ⁻¹)	683.91 (±141.16)	-0.37	-0.34

Table S2. Multimodels generated to evaluate the effect of explanatory variables in the CWM and functional diversity indices in tidal floodplain forest in the Amazon River delta, Brazil.

Model	Canopy openness	Elevation	Infertility	Açaí	Elev x Touc	AICc	Δaicc	w _i
Hmax								
Model 1			2.25 x 10 ⁻¹			201.932	0.000	0.201
Model 2 (null)						202.024	0.092	0.192
Model 3			2.96 x 10 ⁻¹	1.41 x 10 ⁻³		202.350	0.417	0.163
Model 4	3.67 x 10 ⁻²		2.49 x 10 ⁻¹			202.454	0.522	0.155
Model 5	3.11 x 10 ⁻²					203.014	1.082	0.117
Model 6	3.06 x 10 ⁻²	3.05 x 10 ⁻¹		1.19 x 10 ⁻³		203.556	1.624	0.089
Model 7				7.52 x 10 ⁻⁴		203.712	1.780	0.083
Model 8 (full)								
LDMC								
Model 1			1.41 x 10 ⁻¹			535.570	0.000	0.509
Model 2			1.14 x 10 ⁻¹	-5.28 x 10 ⁻²		535.650	0.079	0.490
Model 3 (null)								
Model 8 (full)								
Lth								
Model 1				5.53 x 10 ⁻⁵		-122.375	0.000	0.410
Model 2			6.78 x 10 ⁻³	7.02 x 10 ⁻⁵		-121.967	0.408	0.335
Model 3 (null)						-121.427	0.948	0.255
Model 8 (full)								
SSD								
Model 1		3.42 x 10 ⁻³	6.06 x 10 ⁻³			-156.218	0.000	0.170
Model 2	9.28 x 10 ⁻⁴	4.58 x 10 ⁻³	6.57 x 10 ⁻³			-155.908	0.310	0.145
Model 3			6.29 x 10 ⁻³			-155.516	0.702	0.119
Model 4				-3.94 x 10 ⁻⁵		-155.134	1.084	0.099
Model 5		3.57 x 10 ⁻³				-154.978	1.240	0.091
Model 6			4.84 x 10 ⁻³	-2.87 x 10 ⁻⁵		-154.775	1.443	0.082
Model 7		2.85 x 10 ⁻³		-3.19 x 10 ⁻⁵		-154.738	1.480	0.081
Model 8		2.98 x 10 ⁻³	5.05 x 10 ⁻³	-2.05 x 10 ⁻⁵		-154.546	1.673	0.074

Model	Canopy openness	Elevation	Infertility	Açaí	Elev x Touc	AICc	Δ aicc	w _i
Model 9	1.00×10^{-3}	4.16×10^{-3}	5.42×10^{-3}	-2.43×10^{-5}		-154.503	1.715	0.072
Model 10	9.29×10^{-4}	3.93×10^{-3}		-3.63×10^{-5}		-154.351	1.867	0.067
Model 11 (null)								
Model 12 (full)								
SLA								
Model 1 (null)						35.075	0.000	0.675
Model 2			-2.26×10^{-2}			36.540	1.465	0.325
Model 3 (full)								
N_est								
Model 1	-4.93×10^2		-2.47×10^3			1075.416	0.000	0.183
Model 2 (null)						1075.446	0.031	0.180
Model 3	-4.38×10^2					1075.531	0.116	0.172
Model 4			-2.15×10^3			1075.895	0.480	0.144
Model 5			-2.84×10^3	-1.37×10^{-1}		1076.728	1.313	0.095
Model 6	-4.39×10^2		-2.97×10^3	-1.05×10^{-1}		1076.980	1.564	0.084
Model 7				-7.39		1077.242	1.827	0.073
Model 8		6.15×10^2				1077.339	1.923	0.070
Area_est								
Model 1	-9.77×10^{-2}		-4.07×10^{-1}			254.134	0.576	0.421
Model 2	-8.87×10^{-2}					254.387	0.829	0.371
Model 3 (null)						255.543	1.985	0.208
Model 4 (full)								
Seed mass								
Model 1 (null)						224.016	0.000	0.341
Model 2				1.59×10^{-3}		224.615	0.599	0.253
Model 3	-2.50×10^{-2}					225.782	1.766	0.141
Model 4	-3.65×10^{-2}			1.87×10^{-3}		225.912	1.896	0.132
Model 5			-1.16×10^{-1}			225.916	1.900	0.132
Model 6 (full)								
SES_Fric								
Model 1	-2.66×10^{-2}			-2.39×10^{-3}		117.092	0.000	0.484

Model	Canopy openness	Elevation	Infertility	Açaí	Elev x Touc	AICc	Δaicc	w _i
Model 2	-2.49 x 10 ⁻²		8.65 x 10 ⁻²	-2.15 x 10 ⁻³		117.924	0.832	0.319
Model 3				-2.41 x 10 ⁻³		118.897	1.805	0.196
Model 4 (null)								
Model 5 (full)								
SES_Fdis								
Model 1			-8.91 x 10 ⁻²	6.06 x 10 ⁻⁴		96.486	0.000	0.446
Model 2				8.02 x 10 ⁻⁴		97.340	0.854	0.291
Model 3			-1.20 x 10 ⁻¹			97.536	1.049	0.264
Model 4 (null)								
Model 5 (full)								

Table S3. Absolute frequency of floodplain tree species in control and managed floodplain forests. EG: ecological group. PI: pioneer; IS: earlysecondary; LS: late secondary; CL: climax.

Species	Family	Control	Managed	EG
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich. ex DC.	Rubiaceae	3	4	PI
<i>Allantoma lineata</i> (Mart. ex O.Berg) Miers	Lecythidaceae	70	5	PI
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	Rubiaceae	1	0	
<i>Ampelocera edentula</i> Kuhlman.	Ulmaceae	1	1	IS
<i>Aniba guianensis</i> Aubl.	Lauraceae	2	1	LS
<i>Annona sericea</i> Dunal	Annonaceae	0	1	IS
<i>Aparisthium cordatum</i> (A.Juss.) Baill.	Euphorbiaceae	1	0	PI
<i>Apeiba petoumo</i> Aubl.	Malvaceae	1	4	IS
<i>Aspidosperma excelsum</i> Benth.	Apocynaceae	1	1	LS
<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	Acanthaceae	0	1	
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Clusiaceae	0	2	LS
<i>Calycophyllum spruceanum</i> (Benth.) Hook.f. ex K.Schum.	Rubiaceae	0	15	LS
<i>Campsiandra comosa</i> var. <i>laurifolia</i> (Benth.) Cowan	Fabaceae	9	6	IS
<i>Caraipa grandifolia</i> Mart.	Calophyllaceae	37	10	IS
<i>Caraipa richardiana</i> Cambess.	Calophyllaceae	1	1	IS
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	Meliaceae	33	64	IS
<i>Caryocar microcarpum</i> Ducke	Caryocaraceae	16	18	IS
<i>Cassipourea guianensis</i> Aubl.	Rhizophoraceae	1	0	PI
<i>Cecropia distachya</i> Huber	Urticaceae	0	21	PI
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	1	1	CL
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Malvaceae	1	0	LS
<i>Chrysobalanus icaco</i> L.	Chrysobalanaceae	0	2	IS
<i>Cinnamomum verum</i> J.Presl	Lauraceae	0	2	
<i>Clitoria fairchildiana</i> R.A.Howard	Fabaceae	0	8	PI
<i>Cordia tetrandra</i> Aubl.	Boraginaceae	5	0	PI
<i>Croton matourensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae	0	4	PI
<i>Crudia bracteata</i> Benth.	Fabaceae	0	2	IS
<i>Crudia oblonga</i> Benth.	Fabaceae	3	1	LS
<i>Cynometra marginata</i> Benth.	Fabaceae	0	2	IS
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Fabaceae	0	1	LS
<i>Diploptropis martiusii</i> Benth.	Fabaceae	0	4	IS
<i>Eriotheca longipedicellata</i> (Ducke) A.Robyns	Malvaceae	4	0	PI
<i>Erisma calcaratum</i> (Link) Warm.	Vochysiaceae	0	1	LS
<i>Erythrina fusca</i> Lour.	Fabaceae	1	0	IS
<i>Eschweilera apiculata</i> (Miers) A.C.Sm.	Lecythidaceae	1	4	ST
<i>Eschweilera collina</i> Eyma	Lecythidaceae	1	1	LS
<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	Lecythidaceae	2	5	LS
<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S.A.Mori	Lecythidaceae	9	0	LS
<i>Ficus maxima</i> Mill.	Moraceae	1	2	IS
<i>Garcinia macrophylla</i> Mart.	Clusiaceae	3	2	
<i>Genipa americana</i> L.	Rubiaceae	0	20	IS

Species	Family	Control	Managed	EG
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Goupiaceae	1	0	PI
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Meliaceae	2	7	LS
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Malvaceae	0	1	PI
<i>Gustavia augusta</i> L.	Lecythidaceae	29	27	IS
<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	Melastomataceae	0	6	IS
<i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae	26	94	LS
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson	Apocynaceae	1	0	PI
<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	Humiriaceae	3	1	PI
<i>Hura crepitans</i> L.	Euphorbiaceae	6	23	IS
<i>Hydrochorea corymbosa</i> (Rich.) Barneby & J.W.Grimes	Fabaceae	11	21	IS
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	Fabaceae	2	1	IS
<i>Inga bourgonii</i> (Aubl.) DC.	Fabaceae	0	1	IS
<i>Inga brachyrhachis</i> Harms	Fabaceae	4	9	IS
<i>Inga brachystachys</i> (Ducke) Ducke	Fabaceae	0	1	IS
<i>Inga edulis</i> Mart.	Fabaceae	15	22	IS
<i>Inga glomeriflora</i> Ducke	Fabaceae	3	0	PI
<i>Inga nobilis</i> Willd.	Fabaceae	3	1	IS
<i>Inga paraensis</i> Ducke	Fabaceae	0	1	PI
<i>Inga stenoptera</i> Benth.	Fabaceae	2	0	
<i>Inga thibaudiana</i> DC.	Fabaceae	4	1	PI
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don	Bignoniaceae	0	2	PI
<i>Licania apetala</i> (E.Mey.) Fritsch	Chrysobalanaceae	2	0	PI
<i>Licania guianensis</i> (Aubl.) Griseb.	Chrysobalanaceae	7	7	LS
<i>Licania longistyla</i> (Hook.f.) Fritsch	Chrysobalanaceae	21	0	LS
<i>Licania macrophylla</i> Benth.	Chrysobalanaceae	1	0	PI
<i>Machaerium leiophyllum</i> (DC.) Benth.	Fabaceae	1	0	IS
<i>Machaerium macrophyllum</i> Benth.	Fabaceae	1	0	IS
<i>Macrolobium angustifolium</i> (Benth.) Cowan	Fabaceae	1	5	IS
<i>Macrolobium bifolium</i> (Aubl.) Pers.	Fabaceae	3	0	IS
<i>Macrolobium multijugum</i> (DC.) Benth.	Fabaceae	32	22	LS
<i>Margaritaria nobilis</i> L.f.	Phyllanthaceae	0	4	
<i>Marlierea umbraticola</i> (Kunth) O.Berg	Myrtaceae	0	1	
<i>Mezilaurus mahuba</i> (A. Samp.) van der Werff	Lauraceae	2	0	LS
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	Sapotaceae	2	1	IS
<i>Mora paraensis</i> (Ducke) Ducke	Fabaceae	7	3	LS
<i>Mouriri grandiflora</i> DC.	Melastomataceae	14	0	PI
<i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez	Lauraceae	3	0	PI
<i>Ormosia coutinhoi</i> Ducke	Fabaceae	55	28	IS
<i>Ormosia nobilis</i> Tul.	Fabaceae	0	6	IS
<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Malvaceae	5	19	IS
<i>Parkia nitida</i> Miq.	Fabaceae	2	0	LS
<i>Patinoa paraensis</i> (Huber) Cuatrec.	Malvaceae	4	0	LS
<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze	Fabaceae	73	83	LS
<i>Platymiscium trinitatis</i> Benth.	Fabaceae	0	9	LS
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	Rubiaceae	2	1	IS

Species	Family	Control	Managed	EG
<i>Pouteria macrocarpa</i> (Mart.) D.Dietr.	Sapotaceae	5	0	PI
<i>Protium decandrum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	0	1	PI
<i>Protium krukoffii</i> Swart	Burseraceae	9	3	PI
<i>Pterocarpus santalinoides</i> DC.	Fabaceae	32	147	IS
<i>Quararibea guianensis</i> Aubl.	Malvaceae	22	7	IS
<i>Rhizophora racemosa</i> G.Mey.	Rhizophoraceae	1	2	IS
<i>Rinorea flavescens</i> (Aubl.) Kuntze	Violaceae	1	0	IS
<i>Rinorea pubiflora</i> (Benth.) Sprague & Sandwith	Violaceae	1	0	IS
<i>Rinoreocarpus ulei</i> (Melch.) Ducke	Violaceae	0	1	
<i>Sarcaulus brasiliensis</i> (A.DC.) Eyma	Sapotaceae	17	1	LS
<i>Sloanea grandiflora</i> Sm.	Elaeocarpaceae	14	0	LS
<i>Spondias mombin</i> L.	Anacardiaceae	13	26	PI
<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H.Karst.	Malvaceae	1	0	IS
<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	Fabaceae	44	12	IS
<i>Swartzia racemosa</i> Benth.	Fabaceae	24	14	PI
<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	Clusiaceae	31	43	LS
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	8	10	PI
<i>Tapura singularis</i> Ducke	Dichapetalaceae	1	0	IS
<i>Taralea oppositifolia</i> Aubl.	Fabaceae	61	20	IS
<i>Terminalia catappa</i> L.	Combretaceae	0	3	LS
<i>Terminalia dichotoma</i> G.Mey.	Combretaceae	9	1	LS
<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart	Burseraceae	4	0	CL
<i>Theobroma cacao</i> L.	Malvaceae	128	214	IS
<i>Theobroma speciosum</i> Willd. ex Spreng.	Malvaceae	8	0	IS
<i>Tovomita brasiliensis</i> (Mart.) Walp.	Clusiaceae	19	3	IS
<i>Tovomita brevistaminea</i> Engl.	Clusiaceae	2	0	IS
<i>Trichanthera gigantea</i> (Humb. & Bonpl.) Nees	Acanthaceae	10	13	PI
<i>Trichilia micrantha</i> Benth.	Meliaceae	8	1	LS
<i>Vatairea guianensis</i> Aubl.	Fabaceae	19	13	IS
<i>Virola surinamensis</i> (Rol. ex Rottb.) Warb.	Myristicaceae	33	131	LS
<i>Xylopia amazonica</i> R.E.Fr.	Annonaceae	2	0	LS
<i>Xylopia emarginata</i> Mart.	Annonaceae	0	2	LS
<i>Zygia juruana</i> (Harms) L.Rico	Fabaceae	1	0	IS
<i>Zygia latifolia</i> (L.) Fawc. & Rendle	Fabaceae	9	16	IS

Fig. S1. Best models generated from the average community-weighted means (CWM) of functional traits subjected to the disturbance gradient (açai stem density - AS), fertility (FERT), elevation (ELEV), canopy openness (CO), and interaction term between elevation and disturbance (ELEV:AS), under different conditions of açai management in the Amazon estuary. The sum of Akaike weights (Σw_i) shows the importance of each variable (black bars, panels in the left side) and their respective z-scores value. Panels in the right side indicate the values of model-averaged parameter estimates (β) and unconditional variance of information-theory-based model selection and multimodel inference. Codes of significance of p-values: 0 ‘***’, 0.001 ‘**’ and 0.01 ‘*’.

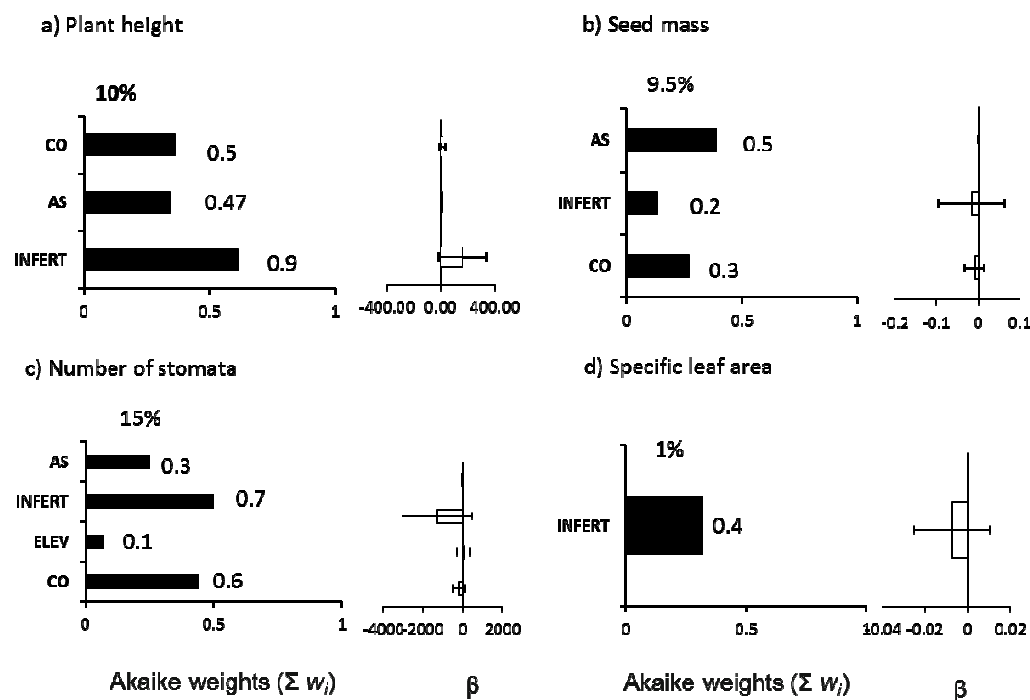
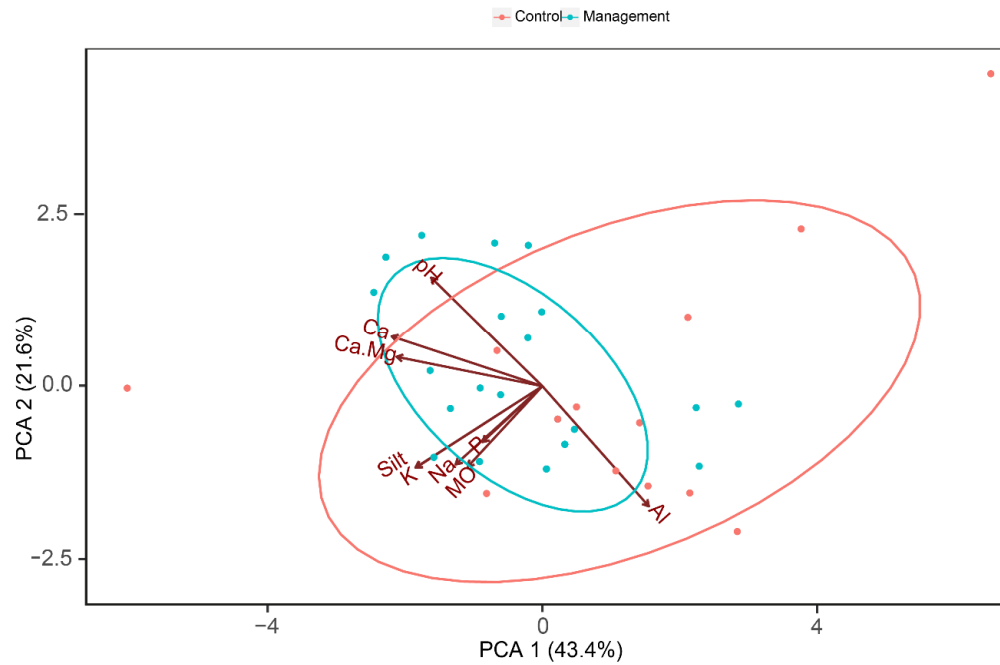


Fig. S2. Ordination diagram of the two first axes of the principal component analysis (PCA) with soil attributes of 47 forest sites in the Amazon River delta. Blue balls indicate conserved plot and red the managed plots.



4 EMPOBRECIMENTO FILOGENÉTICO EM FLORESTAS SOB DISTÚRPIO ANTRÓPICO E NATURAL NO ESTUÁRIO AMAZÔNICO

Madson Antonio Benjamin Freitas¹, Elâine Maria dos Santos Ribeiro², Júlia Caram Sfair³, Ima Célia Guimarães Vieira⁴, Marcelo Tabarelli¹

¹ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof Moraes Rego, S/N, Recife, PE, CEP 50670-901, Brasil

² Colegiado de Ciências Biológicas, Universidade de Pernambuco - Campus Petrolina, BR 203, km 2, S/N - Vila Eduardo, Petrolina, CEP 56328903, Brasil

³ University of South Bohemia, JCU, República Tcheca.

⁴ Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Av. Perimetral 1901, Belém, PA, CEP 66077-530, Brasil

Resumo

Questões: A extração de produtos florestais não madeireiros tem se mostrado uma possível alternativa ao avanço do desmatamento em florestas tropicais. Estudos recentes indicam que o manejo intensivo do açaí altera a composição taxonômica das assembleias de árvores nas florestas de várzea do estuário amazônico, sugerindo que o manejo pode também afetar a estrutura filogenética destas assembleias.

Localização: Florestas de várzea na região estuarina Amazônica, Pará, Brasil.

Métodos: Foi utilizada uma base de dados constituída de 204 espécies de árvores e indivíduos oriundos de 47 parcelas de 0,1 ha (10 m x 100 m) localizadas em florestas submetidas a diferentes intensidades de manejo do açaí, Densidade de açaí, fertilidade do solo e abertura de dossel foram adotadas como variáveis explanatórias, além de uma variável de topografia usada como um *proxy* de inundação. As variáveis descritoras da diversidade e estrutura filogenética foram a média de distância pareada (MPD), distância média do táxon mais próximo (MNTD) e seus valores padronizados pelo acaso, NRI e NTI, respectivamente.

Resultados: No conjunto das florestas examinadas a densidade de touceiras de açaí variou entre 20 e 1260 por hectare. O incremento da densidade de touceiras de açaí reduziu em até 52% a diversidade filogenética (MPD) sem promover agrupamento filogenético. Observou-se também um efeito mais fraco da inundação, causando redução de MPD, MNTD, e aumento de NTI.

Conclusões: Distúrbios naturais e antrópicos promovem o empobrecimento filogenético das assembleias de árvores em florestas de várzea submetida ao manejo de açaí, com perda de

história evolutiva. No entanto, o manejo de açaí tem um efeito mais acentuado do que o regime de inundação. Estes achados indicam que a exploração do açaí no modelo atual é biologicamente insustentável e questionam a ideia de que a exploração de produtos florestais não-madeireiros é uma atividade de baixo impacto sobre a ecologia das florestas tropicais

Palavras-chave: Produto Florestal Não-Madeireiro; distúrbio antropogênico crônico; manejo de açaí; diversidade filogenética; diversidade filogenética.

Introdução

Distúrbios naturais e antrópicos podem reorganizar as comunidades naturais do ponto vista taxonômico, funcional e filogenético em florestas tropicais (Ribeiro et al., 2016; Arnan, Arcoverde, Pie, Ribeiro-Neto, & Leal, 2018). O manejo de produtos florestais não madeireiros (PFNM) é um tipo de distúrbio antrópico menos severo e que não compromete a diversidade biológica quando em baixa intensidade, podendo mitigar os efeitos de distúrbios naturais e antropogênicos agudos, como a perda de habitat (Nadkarni & Kuehl, 2013). No entanto, o crescimento populacional humano no entorno de florestas manejadas ou expostas ao consumo de PFNM diante da ampliação dos mercados globais, tem intensificado a demanda desses produtos, podendo levar a um declínio substancial da história evolutiva de florestas exploradas de forma intensiva (Wiens & Graham, 2005; Liu et al., 2016).

A exploração de PFNM é considerada uma alternativa viável para evitar a substituição das florestas tropicais por outras formas de uso da terra bem como a degradação das florestas remanescentes (WWF, 2014). No entanto, a sustentabilidade desta forma de uso das florestas é discutível à medida que os efeitos do uso intensivo são pouco investigados, já sendo reportado que o mesmo pode alterar a composição florística das assembleias vegetais (Freitas, Vieira, Albernaz, Magalhães, & Lees, 2015; Quazi & Ticktin, 2016). Ou seja, a exploração pode afetar não só as populações alvo, mas reorganizar as assembleias de espécies nativas, com impacto sobre retenção de biodiversidade e prestação de serviços ambientais (Trauernicht & Ticktin, 2005; Albers & Robinson, 2013; Freitas et al., 2015). Abordagens filogenéticas podem ser importantes para compreensão de processos que envolvem interações da comunidade para especiação, adaptação e extinção (Jeannine Cavender-Bares, Kozak, Fine, & Kembel, 2009). Além disso, a reorganização filogenética de assembleias submetidas a distúrbios pode ser inferida a partir de padrões determinísticos com consequências para perda de história evolutiva (Santos, Arroyo-Rodríguez, Moreno, & Tabarelli, 2010). A fim de

avaliar a semelhança ecológica de árvores em florestas tropicais, Webb (2000) utilizou a relação entre pares de espécies e encontrou agrupamento filogenético para árvores co-ocorrentes, podendo indicar que os táxons compartilham atributos de história de vida conservados filogeneticamente e que representam adaptações a filtros ambientais atuando na organização das comunidades. Em contraponto uma comunidade pode ser filogeneticamente dispersa como resultado da exclusão competitiva entre táxons de linhagens relacionados de forma distante (Jeannine Cavender-Bares, Ackerly, Baum, & Bazzaz, 2004).

Recentemente foi identificado redução na riqueza e na diversidade taxonômica de assembleias arbóreas em florestas de várzea submetidas a exploração e manejo do açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) no estuário Amazônico (Freitas et al., 2015). Essa reestruturação taxonômica das assembleias está associada a presença de filtros abióticos e a seleção de atributos específicos entre as espécies. Tais mudanças podem não acarretar em redução da diversidade filogenética das assembleias (Vamosi, Heard, Vamosi, & Webb, 2009), caso a perda de espécies seja aleatória na estrutura filogenética. Por outro lado, a redução na riqueza de espécies observada como resposta a intensificação do manejo pode representar a perda de clados inteiros, o que representa perda de história evolutiva (Santos et al., 2014). Estes achados põem em dúvida o paradigma da exploração de PFNM como receita de sustentabilidade para as florestas tropicais.

As florestas de várzea são ambientes caracterizados por inundação sazonal, um filtro ambiental natural importante que interfere na composição dos atributos do solo, ligados principalmente à porosidade (Junk, Wittmann, Schöngart, & Piedade, 2015) e, conseqüentemente, favorece espécies capazes de sobreviver à hipóxia (Parolin, 2012). Na várzea, coexistem espécies de plantas com história de vida e atributos semelhantes, mas que podem ou não compartilhar uma história evolutiva comum ou uma proximidade filogenética (Peres-Neto & Kembel, 2015; Kraft et al. 2015). Nas várzeas do estuário Amazônico, em especial, o fruto da palmeira açaí é um dos principais PFNM, alvo de manejo com diferentes níveis de intensidade e inserido em diferentes matrizes ambientais (Brondizio, Moran, Mausel, & Wu, 1996; Weinstein & Moegenburg, 2004; Freitas et al, 2015) atuando como uma espécie fundamental de bioculturas (sensu Shackleton, Ticktin, & Cunningham, 2018). A intensificação do manejo, particularmente o aumento na densidade de touceiras pode afetar de várias formas o ambiente físico e biológica da floresta de várzea (Ticktin, Ganesan, Paramesha, & Setty, 2012), atuando como um distúrbio sinérgico aos naturais sobre linhagens mais distantes (i. e, J. Cavender-Bares, Ackerly, Baum, & Bazzaz, 2004; Arellano-

Rivas, Munguía-Rosas, De-Nova, & Montiel, 2017) ou próximas, agindo como a inundação em uma força reorganizadora das assembleias de árvores do ponto de vista filogenético (i. e., Tanentzap & Lee, 2017).

Este estudo examina como o manejo de açaí (i.e. densidade de touceiras), a fertilidade do solo, a abertura de dossel e a inundação, representada pela topografia local, afetam a diversidade e a estrutura filogenética das assembleias de árvores na floresta de várzea no estuário Amazônico. Espera-se que a perda de diversidade taxonômica (Freitas et al., 2015) associada ao manejo esteja relacionada a perda de diversidade filogenética pela perda de clados e que o distúrbio natural reduza a diversidade filogenética pela imposição de filtros ambientais e a seleção de atributos de história de vida particulares (Webb et al., 2002). Sendo assim, essas duas forças estruturadoras das assembleias poderão levar ao agrupamento filogenético de táxons co-específicos e não co-específicos resultando em florestas empobrecidas do ponto de vista filogenético e de história evolutiva.

Métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado em várias florestas de várzea no estuário Amazônico no estado do Pará (aproximadamente 7°S, 48°30'W, figura 1). O clima na região é do tipo quente e úmido com temperatura média anual de 26°C e média de chuva de 612,5 mm no período mais chuvoso e 110,6 mm no período mais seco (INMET, 2017). O regime diário de inundação é mais intenso em baixas elevações do terreno localizado entre tributários menores; i.e. floresta de várzea baixa (Lima & Tourinho, 1996). Nesta floresta predominam os solos distróficos do tipo gley pouco húmicos (IBGE, 2008). As inundações em áreas de maior elevação (várzea alta) são menos frequentes e ocorrem sobretudo nos períodos de marés de sizígia (Marinha, 2007), cujos solos são eutróficos, em sua maioria (IBGE, 2008). As florestas de várzea alta e baixa estão sob pressão antrópica para retirada de madeira e exploração de PFNM sendo propícias para o desenvolvimento do açaí. Devido tais peculiaridades de clima, solo e regime de inundação, muitas plantas desse ecossistema apresentam estrutura de adaptação, como rizóforos, pneumatóforos e raízes escoras, para resistência a hipoxia, com predomínio de espécies de Euphorbiaceae (i. e., *Hura crepitans* L.,), Lecythidaceae (i. e., *Allantoma lineata* (Mart. & O. Berg) Miers) e Arecaceae (i. e., *Mauritia flexuosa* L. f., *Astrocaryum murumuru* Mart.), entre elas o açaí. O açaí é uma palmeira heliófila, presente

naturalmente no sub-bosque que tem seu adensamento favorecido pela retirada de plantas arbóreas competidoras, passando de 50 touceiras em média para até 1200 por hectare (Freitas et al., 2015). Esse aumento em decorrência do raleamento da floresta se torna progressivo à medida com que se aproxima de grandes centros urbanos, podendo apresentar consórcio com outros PFNM como o cacau (*Theobroma cacao* L., Malvaceae) e a cana-de-açúcar (Homma et al., 2006). A retirada de frutos de açaí no leste do estuário amazônico se concentra principalmente no período de menor chuva (junho-novembro), quando a frutificação se intensifica (Queiroz & Mochiutti, 2001; Oliveira, Carvalho, Nascimento, & Müller, 2002). Esse regime sazonal acompanha a disponibilidade do produto no mercado, que tende a triplicar na entressafra (Homma et al., 2006). Por isso, é comum a retirada de touceiras de açaí no período de inverno (desbaste), sobretudo de indivíduos acima de 12 metros, para retirada de palmito e facilitação da extração do fruto por apanhadores (Jardim & Anderson, 1987).

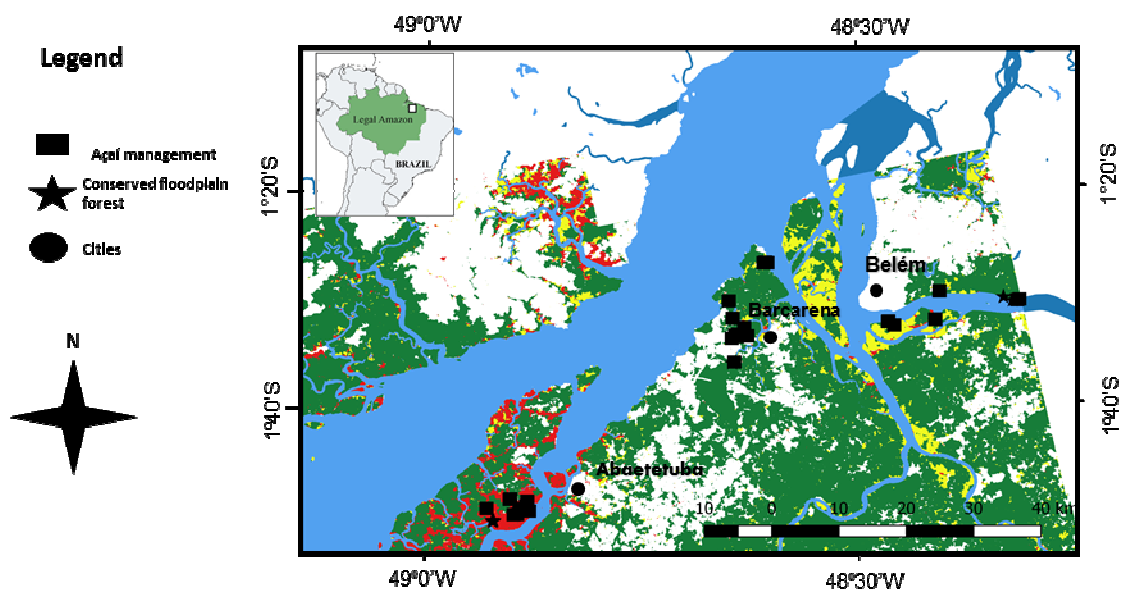


Figura 1. Localização da área de estudo na planície de inundação da Amazônia, próximo à região metropolitana de Belém, estado do Pará, Brasil.

Variáveis indicadoras do manejo e da inundação

No intuito de avaliar o efeito direto do manejo na diversidade e estrutura filogenética das assembleias de árvores foi utilizado o número de touceiras por hectare nas parcelas (touc/ha, Freitas et al., 2015). Além disso, foi utilizado uma abordagem baseada na IN nº 09/2014 (Brasil, 2014), para diferenciar parcelas de alta das de baixa intensidade de manejo. Essa norma considera um número mínimo de 400 touceiras e 150 indivíduos de espécies

dicotiledôneas arbóreas para manter serviços essenciais na floresta. Desse modo, parcelas ≤ 400 touceiras/ hectare foram consideradas de baixa intensidade de manejo, e ≥ 400 touceiras/ha como alta intensidade. Essa abordagem oferece uma perspectiva de potenciais alterações na árvore filogenética baseado no empobrecimento florístico detectado (Freitas et al., 2015).

A prática de manejo e outros tipos de uso do solo promovido por moradores locais, favorece a abertura de dossel que é um importante filtro para reestruturação das assembleias em florestas tropicais (Gurevitch, Scheiner, & Fox, 2009). Assim, a abertura de dossel foi considerada como um indicador complementar da intensidade de manejo. Para isso, foram utilizadas 32 fotografias tiradas ao longo de 10 subparcelas de 10 x 10 m com câmera digital Nikon®D40 equipada com lente olho de peixe, tomadas a um metro de altura entre 7:00 e 9:00 horas da manhã. A abertura de dossel foi calculada usando o software Gap Light Analyser versão 2.0 (Frazer, Canham, & Lertzman, 1999). Foi utilizado a função *Hemiphot.R* para gerar valores de abertura de dossel de acordo com a equação: $canopy\ openness = \sum_{\alpha=0.5}^{89.5} [O\alpha \cdot A\alpha / Atot]$, em que $O\alpha$ = soma da abertura por círculo, e $A\alpha / Atot$ = sua parte (Steege, 2018).

A disponibilidade de nutrientes no solo é comumente afetada por seu uso, podendo levar a redução da disponibilidade de nutrientes para as plantas (Craine, 2009) ou aumento da fertilidade (Pinho et al., 2017). A fim de investigar como a fertilidade do solo interfere na estruturação filogenética das comunidades, foram coletadas três amostras superficiais (0-20cm) em cada parcela a 0, 50 e 100 m a partir da margem do rio mais próximo. Essas amostras foram homogeneizadas em sacos hermeticamente fechados antes de serem enviados para o laboratório de solos da EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Amazônia Oriental), onde foram secas e peneiradas para serem submetidas a análise de resistência (bases trocáveis: pH – H₂O), resistência à troca catiônica (*Al*) e demandas nutricionais (*P*, *K*, *Na*, *Ca*, *Mg* e Matéria orgânica) (Embrapa, 1997). Além dessas análises químicas, foram acessados matéria orgânica e silte, que podem atuar como *proxy* de penetrabilidade associado a áreas alagadas. Os atributos do solo foram transformados para normalizar e padronizar a distribuição para média zero e variância unitária. Em seguida, foi realizada uma análise de componentes principais para produzir eixos ortogonais a serem utilizados nos modelos. Os dois primeiros eixos do PCA explicaram 43,4% e 24,6% da variação no conjunto de dados, respectivamente (Tabela S1, Figura S1, material suplementar). *Al* apresentou associação positiva com áreas de menor densidade de açaí, enquanto os demais

atributos do solo foram associados mais fortemente a áreas de maior manejo, demonstrando que o manejo tem levado ao enriquecimento de nutrientes na paisagem. Assim, o primeiro eixo refletiu um gradiente associado à infertilidade (INFERT), onde ambientes menos manejados eram mais ácidos e com alta concentração de *Al*, para ambientes de manejo mais altos, mais básicos e com mais nutrientes (principalmente *Ca* e *Ca + Mg*).

Para avaliar o potencial efeito da inundação atuando como distúrbio natural na diversidade e estrutura filogenética das comunidades, foi utilizada a elevação média dentro da parcela a partir de 10 pontos coletados. Os valores foram coletados a partir de imagens de satélite Quickbird disponíveis no Google Earth™ (versão 7.3, Google, 2017).

Diversidade e estrutura filogenética

Foi utilizada uma base de dados sobre a ocorrência de espécies de árvores em 47 parcelas, cujo os indivíduos com $DAP \geq 5\text{cm}$ foram mensurados nos anos de 2013-2016 em florestas com diferentes níveis de intensidade de manejo do açaí (ver capítulo 1). No total a base consistiu-se de 204 espécies de árvores baseada no APG IV (Byng et al., 2016), 2808 indivíduos, 136 gêneros e 46 famílias, com a identificação a nível de espécie comparando-se espécimes coletadas com as depositadas no herbário do Museu Paraense Emílio Goeldi. Cinco espécies foram exclusivas de áreas manejadas (Bignoniaceae, Polygonaceae, Malpighiaceae, Sapindaceae e Verbenaceae), enquanto 9 ocorreram apenas no ambiente menos manejado (Boraginaceae, Celastraceae, Dichapetalaceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Goupaceae, Icacaceae, Olacaceae e Salicaceae). Fabaceae foi a família com maior abundância e riqueza em floresta manejada (503, 41) e pouco manejada (443, 34), enquanto Malvaceae (187, 12), Lecythidaceae (113, 7) e Arecaceae (68, 7) apresentaram maior abundância e riqueza em ambientes menos manejados; Malvaceae (250, 6), Myristicaceae (131, 1), Arecaceae (125, 9) e Euphorbiaceae (121, 3) em ambientes manejados (Figura S2, material suplementar).

A partir dessa lista de espécies, foi obtida uma filogenia regional baseada em sequências gênicas (*rbcL*, *matK*, *trnL-F*) e calibrada no tempo, usando *Amborella trichocarpa* para enraizar a árvore e aumentar a profundidade da amostragem dos táxons (Burns & Strauss, 2011). A distância filogenética contínua entre as espécies amostradas foi estimada usando inferência Bayesiana e método Markov de cadeia de Monte Carlos (MCMC) utilizando o programa BEAST v1.8.2 (Drummond, Suchard, Xie, & Rambaut, 2012).

A filogenia calibrada foi utilizada para calcular quatro índices de diversidade filogenética complementares baseadas na abundância de indivíduos da comunidade, com o propósito de descrever mudanças decorrentes dos distúrbios naturais e antrópicos (i.e. açaí e inundação) na diversidade e estrutura filogenética das assembleias de árvores. Para a diversidade filogenética foi considerado: (1) a distância filogenética média entre dois indivíduos aleatórios, incluindo co-específico (MPD) e a distância filogenética média dos táxons não co-específicos mais próximos (MNTD). Para a estrutura filogenética foi avaliada a distância filogenética padronizada pelo acaso, como um índice associado à rede (NRI), o qual é capaz de descrever assinaturas de agrupamento ou dispersão global dos taxa. Também foi utilizada a distância dos táxons não co-específicos padronizado pelo acaso (NTI), o qual quantifica a extensão do agrupamento terminal, independente da profundidade da rede (Webb et al., 2002). Para avaliar se essas estruturas filogenéticas em cada parcela foram diferente das estruturas esperadas pelo acaso, os valores de MPD e MNTD observados com os valores obtidos pela geração aleatória de 999 comunidades através das funções *ses.mpd* e *ses.mntd*, respectivamente, com o pacote *picante* no R 3.4.1 (R Core Team, 2017). O tamanho do efeito padronizado para MPD e MNTD é dado por seu valor observado menos a média do valor esperado dividido pelo desvio padrão do esperado. Ao multiplicar *ses.mpd* e *ses.mntd* por -1 obtêm-se o NRI e NTI, respectivamente, os quais indicam agrupamento filogenético quando positivos e sobredispersão quando negativos (Vamosi et al., 2009).

Análise de dados

Para testar o efeito dos indicadores de intensidade de manejo (abertura de dossel – AD, infertilidade do solo – INFERT e densidade de touceiras de açaí – AS) e da inundação (elevação – ELEV) sobre as variáveis resposta (MPD, MNTD, NRI e NTI), foi utilizada a abordagem teórica de inferência baseada em multi-modelo (Burnham & Anderson, 2002). O possível efeito da autocorrelação espacial foi verificado a partir dos resíduos dos melhores modelos gerados equipados com máxima verossimilhança restrita a partir da função *Moran's I* no pacote *ape* no R (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004; R Core Team, 2017). Além disso, modelos com coeficiente de correlação superiores a 0.5 foram excluídos a fim de evitar colinearidade (Campbell et al., 2018). Os modelos foram testados entre todas as variáveis de maneira automatizada para todas as combinações possíveis, utilizando o critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) associado a estimativas de parâmetros gerados pelo seu respectivo peso utilizado (*w_i*) para ranquear dentre aqueles mais

parcimoniosos (Burnham, 2004). Modelos cujo $\sum w_i < 0,95$ estiveram dentro dos parâmetros de confiança de 95% para representar os melhores modelos, sendo aqueles com $\Delta AIC < 2$ passíveis de apresentarem plausibilidade semelhante (Burnham & Anderson, 2002). Todos os preditores foram escalonados e centralizados usando *escores-z* e um nível de significância ($p < 0.05$) a fim de facilitar a comparação entre os coeficientes de regressão (Garibaldi et al., 2015). As variáveis explicativas foram consideradas importantes para as variáveis respostas considerando os seguintes pressupostos: (i) alta soma de pesos de $w_i AIC (\geq 0.8$, considerando cada modelo candidato no qual eles aparecessem); e (ii) a variância incondicional média do modelo fosse menor do que a estimativa do parâmetro da média do modelo (Crawley, 2013). Além disso, foi considerado o percentual de desvio explicado pelo modelo completo em relação ao modelo nulo como um índice de confiabilidade (desvio residual do modelo nulo - desvio residual do modelo / desvio residual do modelo) (Crawley, 2013). Altos valores de porcentagem de desvio explicado representaram o melhor conjunto de modelos testados. Os modelos foram gerados usando função *dredge* no pacote “*MuMIn*” (Barton, 2018) para a versão R 3.4.1 (R Development Core Team, 2017).

Resultados

A densidade de açaí nas parcelas variou de 20-1260 touc/ha (372.9 ± 300), com áreas de baixa intensidade de manejo variando entre 20-150 touc/ha (70 ± 45) e áreas manejadas variando entre 210-1260 touc/ha (529 ± 248 touc/ha). A abertura de dossel variou de 5 a 55% (18 ± 10.6 %), sendo 5-19 % (10.4 ± 3.9 %) em ambientes de baixo manejo e 6-55% (20 ± 10 %) em ambientes manejados. A elevação (usada como proxy de inundação) variou entre 6-20 m (13.9 ± 3.22 m).

A distância média entre pares de espécies (MPD) variou entre 8-213 milhões de anos (*ma*, 130.3 ± 63 ma), sendo 161-213 ma (197 ± 13.9 ma) em ambientes menos manejados e 8-200 ma (104 ± 54 ma) em ambientes mais manejados. Já a média de distância para o táxon mais próximo (MNTD) variou de 20-260 ma (101 ± 56 ma), com áreas de baixa intensidade de manejo variando entre 55-175 ma (81 ± 29 ma) e 20 – 260 ma (108 ± 62 ma) em áreas mais manejadas.

Dentre os modelos propostos, foi verificado que a densidade de açaí foi a variável explanatória relacionada à intensidade de manejo mais importante para redução do MPD (52%), com alto poder de explicação (77%, $z = 10.5$, $p < 0.001$), enquanto a elevação foi

importante para redução de MNTD, apesar da baixa porcentagem de desvio explicado (1.31%, $z = 2.5$, $p < 0.01$, Figura 2, Tabela S2, material suplementar). Os índices padronizados para MPD (NRI) e MNTD (NTI) estiveram dentro de modelos para variáveis explanatórias com baixa porcentagem de explicação, apesar de NTI ter demonstrado tendência ao agrupamento com a elevação do terreno (0.1%, $z = 2.2$, $p < 0.01$).

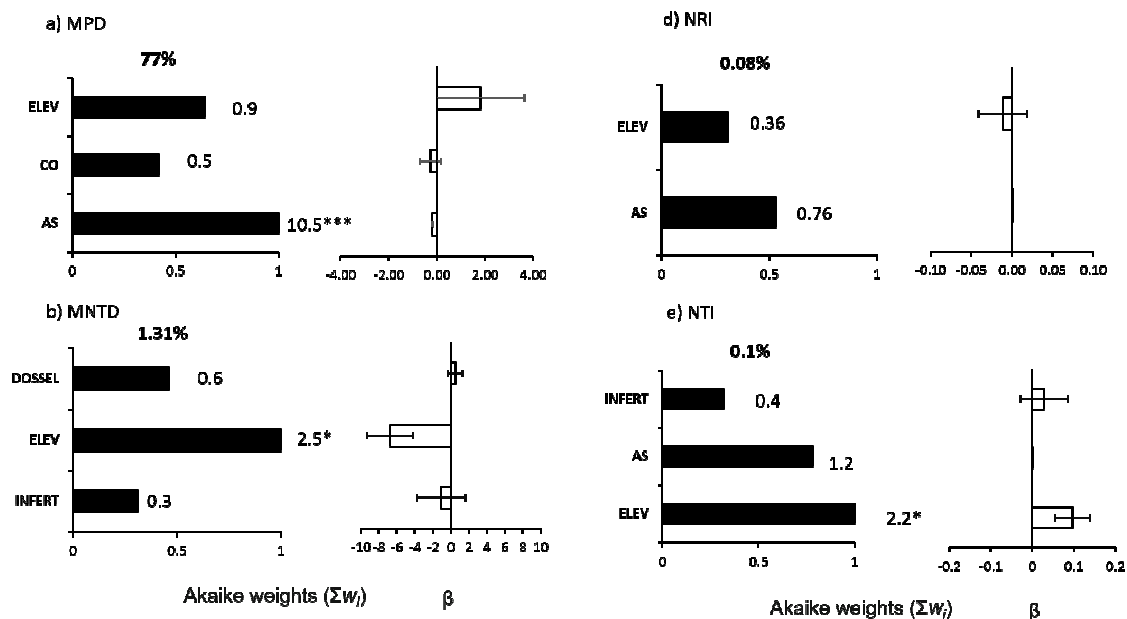


Figura 2. Melhores modelos gerados para explicar a variação dos índices de diversidade (MPD e MNTD) e estrutura (NRI e NTI) filogenética devido a perturbação antropogênica (densidade do caule de açaí - AS, infertilidade - INFERT e abertura do dossel - DOSSEL) e natural (elevação - ELEV) e sob diferentes condições de manejo do açaí no estuário amazônico. A soma dos pesos de Akaike (Σw_i) mostra a importância de cada variável (barras pretas, painéis no lado esquerdo) e suas respectivas pontuações z . Painéis no lado direito indicam os valores de estimativas de parâmetros de média ponderada (β) e variância incondicional de seleção de modelos baseados em teoria da informação e inferência multimodelo. Códigos de significância dos valores de p : 0 "****", 0,001 "***" e 0,01 "**".

Discussão

Atualmente existe muita dúvida sobre a capacidade da exploração de produtos florestais não-madeireiros em gerar modelos de exploração biologicamente sustentáveis das florestas tropicais. Neste contexto nossos resultados sugerem que a intensificação do manejo do açaí (i.e., aumento na densidade de touceiras) altera a estrutura filogenética das assembleias de árvores com redução na diversidade filogenética. Especificamente, a intensificação diminui pela metade os escores de MPD. A intensificação parece afetar menos os atributos de estrutura filogenética das assembleias, bem como o impacto de outros fatores associadas a intensificação parecem ter um menor efeito. Finalmente, os resultados indicam

que a exposição a inundação tem pouca influência sobre a estrutura filogenética, particularmente as métricas de diversidade. Em síntese a intensificação do açaí pode comprometer de forma efetiva a diversidade filogenética das assembleias de árvores nas florestas de várzea do estuário amazônico.

Este estudo representa o primeiro registro de perda de diversidade filogenética associado ao manejo de um PFSM. O manejo do açaí implica na retirada de espécies arbóreas para favorecimento do crescimento dessa palmeira, com isso, foi possível perceber redução de área basal e um empobrecimento taxonômico (Freitas et al., 2015) que está conduzindo a um empobrecimento filogenético das comunidades. Outros estudos não encontraram profundas mudanças na estrutura florestal e diversidade da comunidade (Trauernicht & Ticktin, 2005) em paisagens submetidas a exploração de algum PFSM, apesar de distúrbios antrópicos semelhantes poderem gerar impactos para o valor de conservação das espécies tão significativos quanto o desmatamento (Barlow et al., 2016). Além disso, a retirada de frutos pode levar à redução populacional quando combinado com outros tipos de distúrbios, reduzindo a proporção de mudas (Ticktin et al., 2012) ou facilitando a introdução de espécies invasoras (Ticktin et al., 2012), promovendo efeitos sobre a ciclagem de nutrientes (Ticktin, 2004 ;Shackleton et al., 2018). A exploração do açaí não reduz o crescimento populacional da planta explorada, mas apresenta um potencial efeito sobre o recrutamento de outras espécies comuns na várzea, em função do raleamento e limpeza periódicos da floresta (Anderson et al., 1995; Weinstein & Moegenburg, 2004). Apesar disso não limitar diretamente a produção de frutos do açaí, sua efetiva produção depende de um contingente de floresta de baixo manejo no entorno, para manutenção da riqueza de polinizadores e serviço de polinização (Campbell et al., 2018).

A redução da diversidade e distância filogenética em paisagens submetidas a um distúrbio é comumente encontrado tanto para distúrbios antrópicos agudos (Santos, Arroyo-Rodríguez, Moreno, & Tabarelli, 2010; Santos et al., 2014) quanto crônicos (Ribeiro et al., 2016). No âmbito de um distúrbio antrópico crônico, este estudo revela que o manejo de um PFSM pode levar a perdas substanciais de diversidade filogenética, semelhantes ao que ocorrem em paisagens amplamente manejadas por perturbação aguda. Weinstein e Moegenburg (2004) e Anderson et al. (1995) já vinham demonstrando como o manejo de açaí apresentava tendência a exclusão seletiva de espécies competidoras por luz, como as do gênero *Machaerium* presente somente em florestas pouco manejadas nesse estudo (Figura S3, material suplementar). Além disso, outras espécies de uso madeireiro, como *Virola*

surinamensis (virola, Myristicaceae) e não madeireiro, como *Theobroma cacao* (cacau, Malvaceae) são mantidas no sistema, demonstrando uma tendência a retirada e conservação de espécies seletivamente. Essa seletividade na exclusão e manutenção de espécies funciona como um tipo adicional de prática de manejo ao redor do açai, visando aumento de produção (Ticktin, 2004) que pode se associar a dificuldade no recrutamento de plântulas levando a exclusão de clados proximamente relacionados. Essa seletividade é típica em um sistema submetido a filtragem, principalmente quando apresentam atributos que lhes conferem um tipo de conservadorismo filogenético (Losos, 2008). Apesar da inundação não ser o filtro mais importante, os resultados demonstraram que ambientes com maior altitude (menor inundação) tendem a reterem mais clados basais, revelando que a inundação é processo secundário, mas com igual importância para seleção de linhagens nesse sistema submetido ao manejo de açai.

A inundação afetou com menor intensidade a diversidade e estrutura filogenética quando comparada ao efeito do manejo do açai nos modelos testados. Isso ficou demonstrado no fato da inundação atuar em segundo plano diminuindo a distância dos clados basais e aumentando a distância dos clados terminais. Isso pode estar associado a um possível caráter conservativo de alguns atributos (e.g. densidade da madeira, presença de lenticelas ou raiz adventícia, Parolin, Lucas, Piedade, & Wittmann, 2010) típicos de plantas submetidas a um estresse periódico de alagamento que estiveram presente em clados terminais nesse estudo, principalmente das famílias Euphorbiaceae e Fabaceae (Figura S3, Parolin et al., 2004; Albernaz et al., 2012; Assis, Wittmann, Piedade, & Haugaasen, 2014; Luize, Silva, Wittmann, Assis, & Venticinque, 2015).

Florestas tropicais estão passando por um rápido declínio de diversidade em função do acelerado uso da terra pelo homem. Até o presente, o uso de PFNM esteve associado a uma possível alternativa viável à demanda global por alimentos, pela valorização econômica associada a manutenção da floresta em pé (Pérez & Arnold, 1995; WWF, 2014). Esse modelo exploratório, no entanto, não considera que uma alta demanda desse produto no mercado pode resultar em uma sobre-exploração, com tendência ao declínio populacional da espécie focal (Ticktin et al., 2012), podendo resultar no empobrecimento florístico (Freitas et al., 2015) e filogenético, conforme demonstrado nessa pesquisa. Dessa forma, a história de vida da comunidade está sendo perdida, levando a uma possível perda de história evolutiva que, consequentemente, reduz a capacidade de resiliência, visto que a erosão de espécies basais pode eliminar características associadas ao sucesso no estabelecimento dessas assembleias em diferentes contextos de distúrbios passados e para o futuro.

Conclusões

O manejo de açaí constitui-se de um tipo de distúrbios antropogênicos crônico que está modificando profundamente o perfil filogenético de paisagens manejadas para produção de açaí. A crescente demanda por alimentos em florestas tropicais com elevada densidade populacional humana nos ambientes rurais, transforma esse sistema de manejo em uma monocultura semelhante ao avanço do dendê na Amazônia, África e Ásia (Fitzherbert et al., 2008; Lees & Vieira, 2013; Malhi, Adu-bredu, Asare, Lewis, & Mayaux, 2013). Desse modo, existe uma demanda latente pela criação de estratégias de conservação que facilitem um desenvolvimento sustentável desse produto na várzea estuarina Amazônica.

Contribuições do autor

MABF, EMSR, MT e ICGV conceberam a ideia de pesquisa; MABF coletou os dados; MABF, EMSR e JCS realizaram análises estatísticas; MABF escreveu o manuscrito; Todos os autores discutiram os resultados e comentaram o manuscrito.

Acessibilidade de dados

Os dados primários, secundários e códigos fonte das análises serão disponibilizados online nas informações de suporte do documento.

Agradecimentos

Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código Financeiro 001 e pelo projeto INCT Biodiversidade e Uso da Terra – processo 574008/2008. Agradecemos também ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco.

Referências

- Albernaz, A. L., Pressey, R. L., Costa, L. R. F., Moreira, M. P., Ramos, J. F., Assunção, P. A., & Franciscon, C. H. (2012). Tree species compositional change and conservation implications in the white-water flooded forests of the Brazilian Amazon. *Journal of Biogeography*, 39(5), 869–883. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02640.x>
- Albers, H. J., & Robinson, E. J. Z. (2013). A review of the spatial economics of non-timber

- forest product extraction: Implications for policy. *Ecological Economics*, 92, 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2012.01.021>
- Anderson, A. B., Magee, P., Gely, A., Augusto, M., Jardim, G., & Jardim, M. A. G. (1995). Forest management patterns in the floodplain of the Amazon estuary. *Conservation Biology*, 9(1), 47–61.
- Arellano-Rivas, A., Munguía-Rosas, M. A., De-Nova, J. A., & Montiel, S. (2017). Effects of Spatial Patch Characteristics and Landscape Context on Plant Phylogenetic Diversity in a Naturally Fragmented Forest. *Tropical Conservation Science*, 10, 194008291771705. <https://doi.org/10.1177/1940082917717050>
- Arnan, X., Arcoverde, G. B., Pie, M. R., Ribeiro-Neto, J. D., & Leal, I. R. (2018). Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. *Science of the Total Environment*, 631–632, 429–438. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.037>
- Assis, R. L., Wittmann, F., Piedade, M. T. F., & Haugaasen, T. (2014). Effects of hydroperiod and substrate properties on tree alpha diversity and composition in Amazonian floodplain forests. *Plant Ecology*, 216(1), 41–54. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0415-y>
- Barlow, J., Lennox, G. D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A. C., MacNally, R., ... Gardner, T. A. (2016). Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, 535(7610), 144–147. <https://doi.org/10.1038/nature18326>
- Barton, K. (2018). Package “MuMIn” Title Multi-Model Inference. *Cran-R*, (1), 74. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>
- Brasil. Instrução normativa nº 09, de 30 de dezembro de 2013. Dispõe sobre a criação da Declaração Ambiental e sobre do Relatório Ambiental Anual (2014). Belem, PA: Imprensa Oficial do Estado do Pará.
- Brondizio, E. ., Moran, E. ., Mausel, P. ., & Wu, Y. . c. (1996). Land cover in the Amazon estuary: Linking of the thematic mapper with botanical and historical data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 62(8), 921–929.
- Burnham, K. P. (2004). Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261–304.

<https://doi.org/10.1177/0049124104268644>

- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Ecological Modelling* (2^a, Vol. 172). New York, NY. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004>
- Burns, J. H., & Strauss, S. Y. (2011). More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(13), 5302–5307. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208672109>
- Byng, J., Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., ... Weber, A. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Campbell, A. J., Carneiro, L. G., Maués, M. M., Jaffé, R., Giannini, T. C., Freitas, M. A. B., ... Menezes, C. (2018). Anthropogenic disturbance of tropical forests threatens pollination services to açai palm in the Amazon river delta. *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13086>
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. a., & Bazzaz, F. a. (2004). Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823–843.
- 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(7), 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Craine, J. M. (2009). Stress and Disturbance. In *Resource strategies of wild plants* (pp. 45–63). <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.02.007>
- Crawley, M. J. (2013). *The R Book*. Wiley (2^a). Chichester: John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1007/s007690000247>
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., & Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29(8), 1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>
- Embrapa. (1997). *Manual de métodos de análise de solo* (2nd ed.). Rio de Janeiro: EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Solos.

- Fitzherbert, E. B., Struebig, M. J., Morel, A., Danielsen, F., Donald, P. F., & Phalan, B. (2008). How will oil palm expansion affect biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(10), 538–545. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.012>
- Frazer, G. W., Canham, C. D., & Lertzman, K. P. (1999). Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from truecolour fisheye photographs, users manual and program documentation. New York: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies. Retrieved from <http://www.caryinstitute.org/science-program/our-scientists/dr-charles-d-canham/gap-light-analyzer-gla>
- Freitas, M. A. B., Vieira, I. C. G., Albernaz, A. L. K. M., Magalhães, J. L. L., & Lees, A. C. (2015). Floristic impoverishment of Amazonian floodplain forests managed for açaí fruit production. *Forest Ecology and Management*, 351, 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.008>
- Garibaldi, L. A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A. M., Cunningham, S. A., Aizen, M. A., ... Woyciechowski, M. (2015). Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1436–1444. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12530>
- Google. (2017). Google earth pro. Retrieved from <https://www.google.com/earth/>
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., & Fox, G. A. (2009). *Ecologia vegetal*. (F. G. Becker, L. da S. Duarte, L. R. Dillemburg, P. L. de Oliveira, S. C. Müller, & S. M. Hartz, Eds.) (2nd ed.). Porto Alegre: Artmed.
- Homma, A. K. O., Nogueira, O. L., Menezes, A. J. E. A. de, Carvalho, J. E. U. de, Nicoli, C. M. L., & Matos, G. B. de. (2006). Açaí: novos desafios e tendências. *Amazônia: Ciência & Desenvolvimento*, 1(2), 7–23.
- IBGE. (2008). Pedologia: mapas temáticos de solos, Estado do Pará. Retrieved January 1, 2015, from <http://mapas.ibge.gov.br/tematicos/solos>
- Instituto Nacional de Meteorologia - INMET. (2017). Retrieved from <http://www.inmet.gov.br/portal/>
- Jardim, M. A. G., & Anderson, A. B. (1987). Manejo de populações nativas de açaizairo no estuário amazônico: resultados preliminares. *Boletim de Pesquisa Florestal*, Colombo,

15, 1–18.

- Junk, W. J., Wittmann, F., Schöngart, J., & Piedade, M. T. F. (2015). A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1007/s11273-015-9412-8>
- Lees, A. C., & Vieira, I. C. G. (2013). Oil-palm concerns in Brazilian Amazon. *Nature*, 497, 188.
- Lima, R. R., & Tourinho, M. M. (1996). *Várzeas do Rio Para: principais características e possibilidades agropecuárias*. Belem: FCAP. Serviços de Documentação e Informação.
- Liu, C., Guénard, B., Blanchard, B., Peng, Y. Q., & Economo, E. P. (2016). Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation. *Ecological Monographs*, 86(2), 215–227. <https://doi.org/10.1890/15-1464.1>
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10), 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- Luize, B. G., Silva, T. S. F., Wittmann, F., Assis, R. L., & Venticinque, E. M. (2015). Effects of the Flooding Gradient on Tree Community Diversity in Várzea Forests of the Purus River, Central Amazon, Brazil. *Biotropica*, 47(2), 137–142. <https://doi.org/10.1111/btp.12203>
- Malhi, Y., Adu-bredu, S., Asare, R. A., Lewis, S. L., & Mayaux, P. (2013). African rainforests : past , present and future, (July). <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0312>
- Marinha, C. de H. da. (2007). Previsões de Mares. Retrieved December 20, 2013, from <http://www.mar.mil.br/dhn/chm/tabuas/>
- Martello, F., de Bello, F., Morini, M. S. de C., Silva, R. R., Souza-Campana, D. R. de, Ribeiro, M. C., & Carmona, C. P. (2018). Homogenization and impoverishment of taxonomic and functional diversity of ants in Eucalyptus plantations. *Scientific Reports*, 8(1), 3266. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20823-1>
- Nadkarni, M., & Kuehl, Y. (2013). Forests beyond trees : NTFPs as tools for climate change mitigation and adaptation, (74).

- Oliveira, M. do S. P. de, Carvalho, J. E. U. de, Nascimento, W. M. O. do, & Müller, C. H. (2002). Cultivo do açaizeiro para produção de frutos. In *Circular Técnica, Embrapa Amazônia Oriental* (Vol. 26, p. 1).
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Parolin, P. (2012). Diversity of adaptations to flooding in trees of amazonian floodplain. *Pesquisas, Botânica*, 63, 7–28.
- Parolin, P., I, L. V. F., Albernaz, A. L. K. M., & Almeida, S. S. De. (2004). Tree species distribution in varzea forests of brazilian Amazonia. *Folia Geobotanica*, 39, 371–383.
- Parolin, P., Lucas, C., Piedade, M. T. F., & Wittmann, F. (2010). Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, 105(1), 129–39. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp258>
- Pérez, M. R., & Arnold, J. E. M. (1995). Current issues in non-timber forest products research. In M. R. Pérez & J. E. M. Arnold (Eds.), *Workshop Research on NTFP Zimbabwe. 28 Aug - 2 Sep 1995*. (p. 265). Bogor: Center For International Forestry Research / ODA. Retrieved from <http://www.cifor.org/ntfpcd/pdf/ntfp-current.pdf>
- Pinho, B. X., de Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Pierce, S., Lohbeck, M., & Tabarelli, M. (2017). Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology*, (December 2016), 1–11. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12843>
- Quazi, S. A., & Ticktin, T. (2016). Understanding drivers of forest diversity and structure in managed landscapes: Secondary forests, plantations, and agroforests in Bangladesh. *Forest Ecology and Management*, 366, 118–134. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.024>
- Queiroz, J. A. L. de, & Mochiutti, S. (2001). Manejo de mínimo impacto para produção de frutos em açaizais nativos no estuário amazônico. In *Comunicado Técnico* (Vol. 57, p. 5). Embrapa Amapá.
- Ribeiro, E. M. S., Santos, B. A., Arroyo-Rodriguez, V., Tabarelli, M., Souza, G., & Leal, I. R. (2016). Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human

- disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology*, (JANUARY).
<https://doi.org/10.1890/15-1122.1>
- Santos, B. a., Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C. E., & Tabarelli, M. (2010). Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented brazilian atlantic forest. *PLoS ONE*, 5(9), 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012625>
- Santos, B. A., Tabarelli, M., Melo, F. P. L., Camargo, J. L. C., Andrade, A., Laurance, S. G., & Laurance, W. F. (2014). Phylogenetic impoverishment of Amazonian tree communities in an experimentally fragmented forest landscape. *PLoS ONE*, 9(11).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113109>
- Shackleton, C. M., Ticktin, T., & Cunningham, A. B. (2018). Nontimber forest products as ecological and biocultural keystone species. *Ecology and Society*, 23(4), art22.
<https://doi.org/10.5751/ES-10469-230422>
- Steege, H. (2018). Hemiphot . R: Free R scripts to analyse hemispherical photographs for canopy openness , leaf area index and photosynthetic active radiation under forest canopies. *Naturalis Biodiversity Center, Leiden, The Netherlands, Unpublishe* (May).
- Tanentzap, A. J., & Lee, W. G. (2017). Evolutionary conservatism explains increasing relatedness of plant communities along a flooding gradient. *New Phytologist*, 213(2), 634–644. <https://doi.org/10.1111/nph.14167>
- Team, R. D. C. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ticktin, T. (2004). The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *Journal of Applied Ecology*, 41(1), 11–21. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00859.x>
- Ticktin, T., Ganesan, R., Paramesha, M., & Setty, S. (2012). Disentangling the effects of multiple anthropogenic drivers on the decline of two tropical dry forest trees. *Journal of Applied Ecology*, 49(4), 774–784. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02156.x>
- Trauernicht, C., & Ticktin, T. (2005). The effects of non-timber forest product cultivation on the plant community structure and composition of a humid tropical forest in southern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 219(2–3), 269–278.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.09.005>

- Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C., & Webb, C. O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18(4), 572–592. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x>
- Webb, C. O. (2000). Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145–155. <https://doi.org/10.1086/303378>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Weinstein, S., & Moegenburg, S. (2004). Açaí palm management in the Amazon estuary: course for conservation or passage to plantation? *Conservation & Society*, 2(2), 315–346.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- WWF. (2014). Non-Timber Forest Products. Retrieved from http://wwf.panda.org/what_we_do/where_we_work/amazon/vision_amazon/models/responsible_forestry_amazon/community_forestry/non_timber/

Material suplementar

Tabela S1. Média e desvio padrão (DP) de todas as variáveis do solo analisadas em 47 fragmentos florestais no delta do rio Amazonas, no Pará, mostrando as cargas de variáveis nos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA).

Soil attribute	Mean	PC1	PC2
MO (g.kg ⁻¹)	38.34 (±20.89)	-0.22	-0.33
pH (H ₂ O)	5.19 (±0.39)	-0.33	0.45
P (mg.dm ⁻³)	5.14 (±2.21)	-0.18	-0.23
K (mg.dm ⁻³)	59.55 (±27.02)	-0.37	-0.34
Na (mg.dm ⁻³)	60.77 (±30.45)	-0.25	-0.32
Ca (cmolc.dm ⁻³)	7.41 (±30.12)	-0.44	0.21
Ca.Mg (cmolc.dm ⁻³)	19.16 (±86.92)	-0.43	0.12
Al (cmolc.dm ⁻³)	2.05 (±1.7)	0.31	-0.50
Silt (g.kg ⁻¹)	683.91 (±141.16)	-0.37	-0.34

Table S2. Multimodelos gerados para avaliar o efeito de variáveis explicativas nos índices CWM e diversidade funcional em floresta de várzea no delta do rio Amazonas, Brasil. Modelos destacados apresentam plausibilidade semelhante (Δaicc).

Model	Canopy opness	Elevation	Infertility	AS	AICc	Δaicc	wi
MPD							
Model 1		3.028		-0.174	462.435	0.000	0.423
Model 2	-0.488	2.460		-0.171	463.795	1.360	0.215
Model 3	-0.750			-0.176	463.909	1.475	0.203
Model 4				-0.181	464.388	1.954	0.159
Model 5 (null)					526.100	63.670	0.000
Model 6 (full)	-0.494	2.440	-0.425	-0.172	466.300	3.910	0.047
NRI							
Model 1				0.001	134.010	0.000	0.384
Model 2 (null)					134.5	0.44	0.175
Model 3		-0.044			135.720	1.710	0.163
Model 4		-0.028		0.001	135.990	1.980	0.142
Model 5 (full)	-0.001	-0.030	-0.013	0.0006	141.1	7.09	0.006
MNTD							
Model 1		-7.414			509.549	0.000	0.361
Model 2	1.123	-5.990			509.756	0.207	0.326
Model 3		-7.318	-3.770		510.953	1.404	0.179
Model 4	1.051	-6.000	-3.188		511.536	1.987	0.134
Model 5 (full)	1.124	-6.415	-4.323	-0.023	513.4	3.82	0.036
Model 2 (null)					516.4	6.87	0.008
NTI							
Model 1		0.101		0.001	125.787	0.00	0.459
Model 2		0.102	0.088	0.001	126.502	0.714	0.321
Model 3			0.081		127.275	1.487	0.218
Model 4 (null)					129.00	3.180	0.053
Model 5 (full)	-0.004	0.0978	0.086	0.00107	129.0	3.24	0.051

Fig. S1. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA) com atributos do solo de 47 sítios florestais no delta do rio Amazonas. Bolas azuis indicam parcela conservada e vermelho as parcelas manejadas.

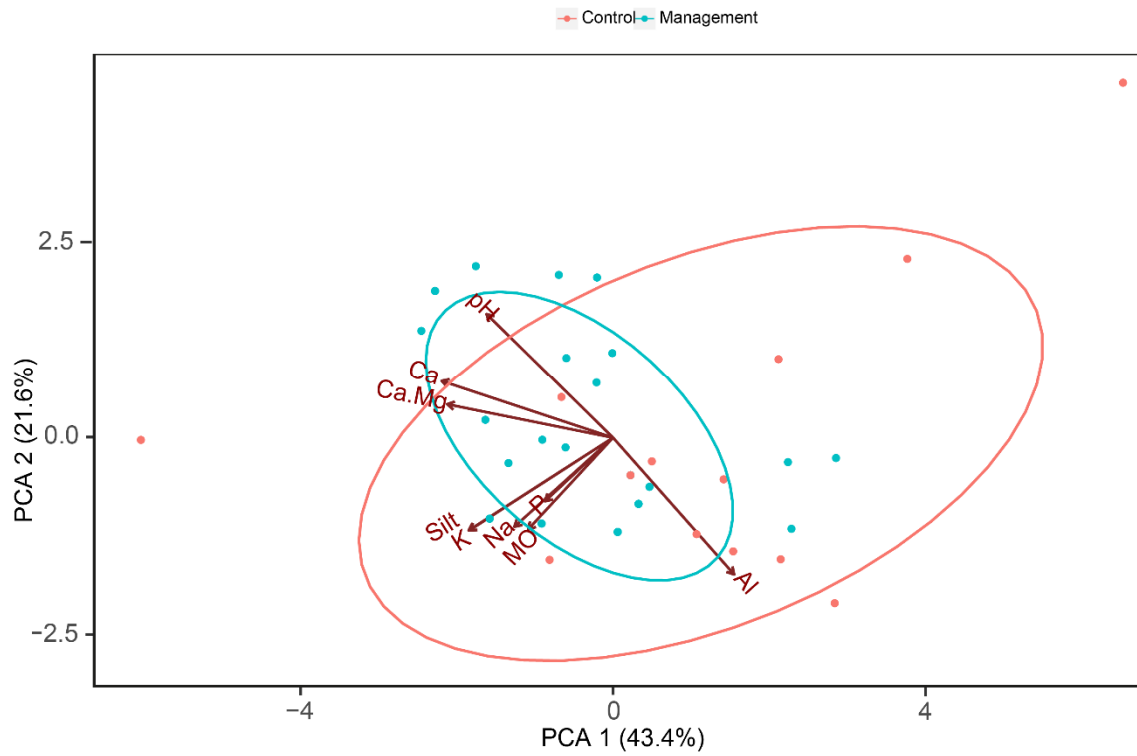


Figura S2. Ordenação direta das famílias encontradas seguindo um gradiente de manejo de acordo com a intensidade de touceiras de açai em várzea estuarina amazônica. Touc/ha indica densidade de touceiras de açai por hectare.

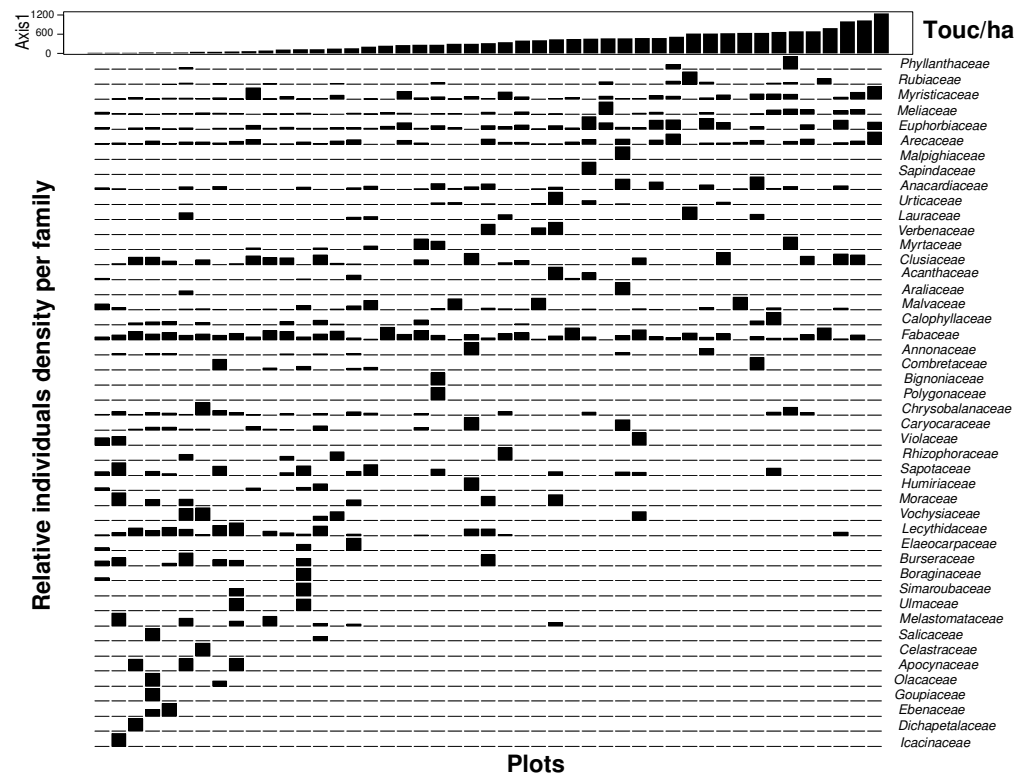
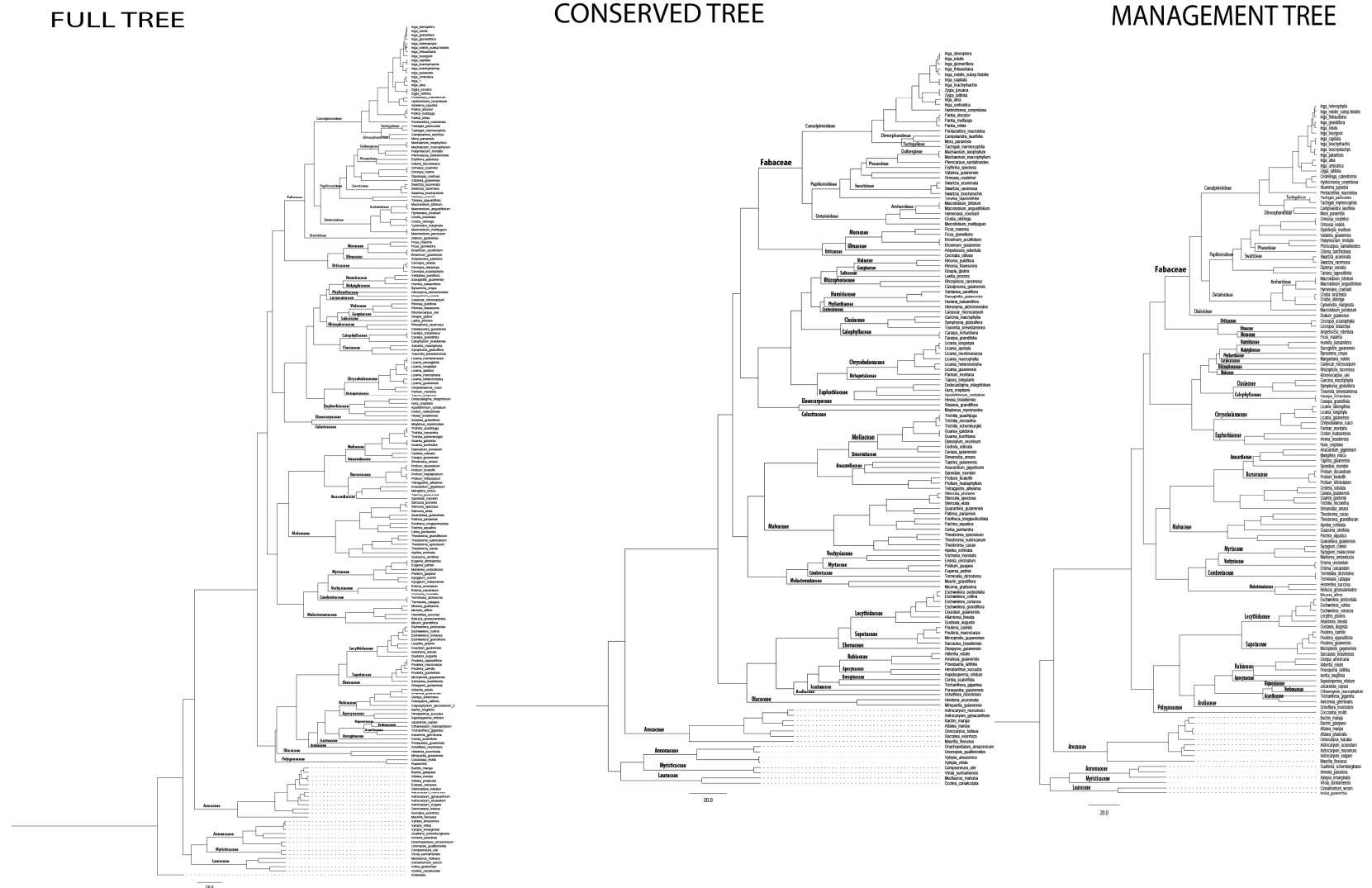


Figura S3. Filogenia calibrada comparando árvores de consenso geradas por cadeia de Markov entre ambientes conservados e manejados em várzea estuarina manejada na Amazônia.



5 MANEJO DO AÇAÍ REDUZ A DIVERSIDADE DE ÁRVORES DA FLORESTA DE VÁRZEA EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS NA AMAZÔNIA

¹Madson Antonio Benjamin Freitas, ²José Antônio Leite de Queiroz, ²Alistair John Campbell, ³Cármén Gallán, ⁴Thiago Sanna Freire Silva, ³Víctor Arroyo-Rodríguez, ⁵Ima Célia Guimarães Vieira, ¹Marcelo Tabarelli

¹ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof Moraes Rego, S/N, Recife, PE, CEP 50670-901, Brasil

² Embrapa Amazônia Oriental, Tv. Dr Enéas Pinheiro, S/N, Belém, PA, CEP 66095-100, Brasil

³ Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (UNAM), Antigua carretera a Pátzcuaro No. 8071, Col. ExHacienda de San José de la Huerta Morelia, Michoacán, C.P. 58190, México

⁴ Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. Avenida 24-A, 1515; Jardim Bela Vista. 13506900 - Rio Claro, SP - Brasil.

⁵ Museu Paraense Emilio Goeldi (MPEG), Av. Perimetral 1901, Belém, PA, CEP 66077-530, Brasil

Resumo

A exploração de produtos florestais não madeireiros tem o potencial de suportar modelos de exploração sustentável das florestas tropicais. Todavia, potenciais efeitos negativos tem sido investigado somente no contexto das populações alvo de exploração. Este estudo investiga como a intensificação do manejo da palmeira açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) na escala local e na escala de paisagem afeta as diversidades α (local) e β (paisagem) no nível taxonômico, funcional e filogenética das assembleias de árvores da floresta de várzea no estuário Amazônico. Para examinar a hipótese de um empobrecimento em diferentes escalas espaciais, foram utilizadas 16 parcelas florestais submetidas a diferentes intensidades de manejo e inseridas em paisagens com diferentes níveis de cobertura de floresta madura. Tanto na escala local como na escala de paisagem as diversidades apresentaram enorme variação. Especificamente, existe uma redução de α -diversidade taxonômica, funcional e filogenética apenas em função do adensamento local de açaí. Porém, o contexto de paisagem com baixo manejo é importante para manter alta substituição de espécies e funções, podendo contribuir para resiliência do ecossistema. Esse estudo demonstra que a intensificação nas escalas local e de paisagem afetaram negativamente tanto a diversidade alfa quanto a beta, mas o efeito mais importante é o de intensificação na escala local, assim como o empobrecimento. Estes resultados sugerem que a intensificação do açaí está conduzindo as assembleias de árvores da

floresta de várzea ao empobrecimento florístico, funcional e filogenético em diferentes escalas espaciais, o que questiona a sustentabilidade desta atividade.

Palavras-chave: Amazônia, diversidade, assembleia de árvores, extração de produtos florestais não madeireiros, floresta de várzea.

Introdução

As florestas tropicais estão experimentando níveis crescentes de perturbação antrópica, não somente a perda de habitat, mas também a exploração intensa de produtos florestais e a degradação pelo fogo (Ticktin, 2004; Barlow and Peres, 2008; Laurance et al., 2011). Além da extinção de espécies, estas perturbações tendem a reorganizar a biodiversidade em diferentes níveis ecológicos, de população à ecossistema (Gurevitch et al., 2009; Odum and Barret, 2013). A exploração de produtos florestais não madeireiros (doravante PFNM) tem sido reconhecida como uma das formas de garantir a exploração sustentável das florestas tropicais, reduzindo o custo de oportunidade da floresta frente a outras formas de uso da terra, como a pecuária e a agricultura (Pérez and Arnold, 1995; Ros-Tonen, 2000). De fato, a exploração de PFNM é apresentada como uma alternativa viável ao desmatamento, principalmente pela sua capacidade de manutenção da floresta em pé e a possibilidade de desenvolvimento econômico/social de populações tradicionais que dependem da floresta (Ros-Tonen, 2000; WWF, 2014).

É fato que a exploração de PFNM não resulta em perda e fragmentação de habitats e, desta forma, se insere no contexto de distúrbio crônico, pois consiste num tipo de exploração que resulta na retirada contínua de pequenas porções de biomassa da floresta (Singh and Barbier, 1996). Todavia, há evidências de que esta forma de uso da floresta pode afetar a organização da biodiversidade e, conseqüentemente, a capacidade da floresta de prover serviços ecossistêmicos, como o sequestro de carbono (Ticktin, 2004; Trauernicht and Ticktin, 2005). Além disso, a extração de partes específicas, como frutos, pode resultar na diminuição populacional de espécies focais (Ticktin et al., 2012), contribuindo para introdução de espécies invasoras e redução da ciclagem de nutrientes (Ticktin, 2004; Shackleton et al., 2018); ou afetar comunidades, quanto um PFNM passa a ser ativamente explorado como as palmeiras em florestas tropicais (Freitas et al., 2015; Trauernicht and Ticktin, 2005).

A exploração dos frutos da palmeira açaí (*Euterpe oleracea*) nas florestas de várzea do estuário Amazônico representa hoje um caso emblemático de exploração de PFNM em escala global, considerando o volume de produção, o número de comunidades tradicionais envolvidas e o montante financeiro que percorre a cadeia de produção/comercialização (Weinstein and Moegenburg, 2004; Brondízio, 2008; Vogt et al., 2016). Apesar de permitir melhoria de emprego e renda consideráveis para populações ribeirinhas do estuário, a exploração de frutos de açaí segue uma trajetória inversa em termos de conservação. Sua alta demanda local, nacional e internacional gerou uma receita de 150 milhões de dólares e a produção de 1 milhão de toneladas de frutos/ano em 2014 (IBGE, 2015) e isso tem levado a uma sobre-exploração dessa palmeira na várzea estuarina amazônica, pautada na gradual substituição de espécies dicotiledôneas nativas por maciços homogêneos de açaizais (Brondízio, 2008; Homma et al., 2006). Já há evidências que a intensificação do manejo do açaí (i.e. aumento no número de touceiras) afeta a riqueza de espécies e a composição taxonômica das assembleias de árvores e polinizadores nas florestas de várzea do estuário Amazônico (Freitas et al., 2015; Campbell et al., 2018), comprometendo a sustentabilidade desse tipo de exploração (Peres et al., 2006, mas ver Brondizio et al. 1994; Brondízio 2008).

Como outros distúrbios crônicos, a exploração do açaí pode causar o empobrecimento florístico, funcional e filogenético da comunidade em diferentes escalas espaciais (veja Ribeiro et al. 2015, 2016, Sfair et al. 2016, 2018; Rito et al. 2017). Além da intensidade do manejo na escala local é razoável esperar, também, que o contexto da paisagem pode mediar estes efeitos na escala local; paisagens com elevada cobertura de açaí podem ampliar as perdas de diversidade na escala local e reduzir a substituição de espécies e as estratégias biológicas da floresta na escala de paisagem (i.e. diversidade beta; veja Peres et al., 2006). Desta forma, abordagens que integrem efeitos locais e na escala de paisagem decorrentes da exploração do açaí são necessários para atestar a sustentabilidade desta prática e caso necessário, aprimorar as técnicas de manejo e a legislação que atualmente regula esta exploração (Brasil, 2014).

Neste contexto de impactos em múltiplos níveis de organização ecológica, a perspectiva da identidade das espécies é uma importante fonte primária de informações acerca dos efeitos negativos sobre a diversidade da floresta. No entanto, apenas essa dimensão não é suficiente para entender o conjunto de transformações que as assembleias e o próprio funcionamento da floresta pode experimentar (Magurran, 2011). Em primeiro lugar, linhagens inteiras podem ser perdidas e comprometer a história evolutiva das assembleias,

principalmente quando mudanças no perfil filogenético estão associados a características filogeneticamente conservadas (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2004). Em segundo lugar, os ecossistemas dependem de uma rede complexa de interação entre caracteres de efeitos e resposta que atuam na disponibilidade de funções e provimento de serviços essenciais à manutenção da biodiversidade (Barbaro e Van Halder, 2009; Díaz et al., 2016; Rocha-Santos et al., 2017). Além disso, a diferenciação taxonômica, funcional e filogenética entre remanescentes florestais pode ser melhor predita pela β -diversidade, revelando aspectos complementares que podem conduzir as comunidades a estabilidade, de acordo com o nível de redundância ecológica entre as espécies (Kang et al., 2015; Magnago et al., 2014). O comportamento destes processos obviamente tem implicações para o manejo do açaí em direção a sustentabilidade, considerando dimensões espaciais que ultrapassam a escala local.

Este estudo tem como objetivo investigar como o manejo do açaí na escala local e na escala de paisagem altera a diversidade taxonômica, funcional e filogenética, além da proporção de abundância das espécies na assembleia de árvores em florestas de várzea no estuário Amazônico em diferentes escalas espaciais; i.e. escala local (diversidade alfa) e escala de paisagem (diversidade beta). A hipótese geral é que a intensificação do açaí em escala local e na escala de paisagem reduz tanto a α -diversidade quanto a β -diversidade do ponto de vista taxonômico, funcional e filogenético, reduzindo a proporção de espécies abundantes e dominantes. Desta forma, florestas dominadas por açaí na escala de paisagem tendem a se tornar pobres e homogêneas no que se refere as assembleias de árvores.

Material e métodos

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido em florestas de várzea estuarina ou de marés no leste da Amazônia próximo a região metropolitana de Belém no estado do Pará (1°27'S, 48°30'W), em uma área de aproximadamente 8,511,618 km² (Fig. 1a). Essa é uma paisagem tropical modificada pelo homem onde a floresta de várzea nativa está sendo convertida em monocultura do açaí pela ação de populações humanas ribeirinhas e tradicionais (Vogt et al., 2015; Weinstein and Moegenburg, 2004). O clima é quente e úmido (Af, Köpen Group, 2018), com temperaturas médias entre 26 °C a 27 °C e com precipitação média anual de 400 mm, variando entre 400 mm e 1200 mm ao longo do ano de 2017 (INMET, 2017). A denominação "várzea de marés" vem da influência das marés oceânicas com uma dinâmica

diária de cheias e vazantes, com variação local de 3,5 m a 5 m entre o máximo e o mínimo de inundação (Junk et al., 1989; Lima e Tourinho, 1996; Prance, 1979). Tal peculiaridade favorece espécies típicas de florestas alagadas e transição para o estuário, com atributos favoráveis a resistência a hipoxia e salinidade (Lima and Tourinho, 1996b; Parolin, 2012). Espécies como a *Virola surinamensis* (Rol. ex Rottb.) Warb. (virola, Myristicaceae), *Triplaris surinamensis* L. (Polygonaceae) e *Ryzophora racemosa* Aubl. (Ryzophoraceae) são espécies típicas desse ambiente com presença de raízes escoras, lenticelas e pneumatóforos. Outras espécies de palmeiras, como o murumuru (*Astrocaryum murumuru* Mart), buriti (*Mauritia flexuosa* Mart.) e o açaí, também compõe a fisionomia desses ambientes alagados. Essa região passou por sucessivos ciclos de exploração madeireira, extração de borracha e plantação de cana-de-açúcar (C.Barros and Uhl, 1999; Pollak et al., 1995) e atualmente passa por um ciclo de intensificação do cultivo de açaí (Pollak et al., 1995; Moegenburg and Levey, 2002). A exploração de PFNM na várzea estuarina é representada também por plantas exóticas e nativas cultivadas no entorno das residências no chamado “quintal florestal” (Homma et al., 2006; Weinstein and Moegenburg, 2004), enquanto no perímetro mais distante se concentram a “floresta madura” onde se localizam a maior diversidade de plantas destinadas à exploração madeireira ou não-madeireira (Anderson et al., 1995). O atual modelo exploratório do açaí está transformando essa paisagem em maciços homogêneos de açaisais, com permanência de plantas úteis, principalmente cacau (*Theobroma cacao* Mar., Malvaceae), ucuuba (*V. surimaensis*) e andiroba (*Carapa guianensis* L., Meliaceae).

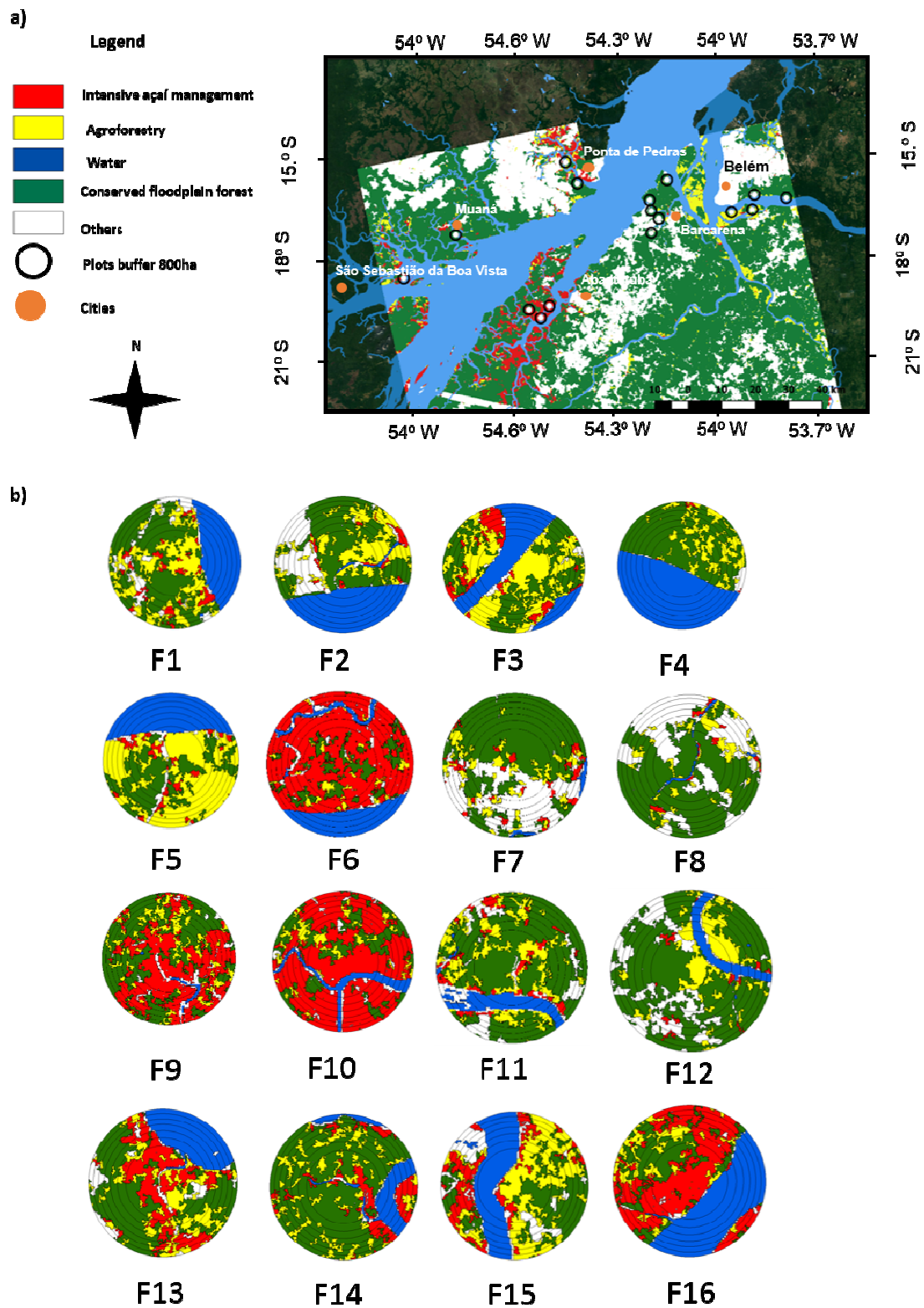


Figura 1. (a) Localização da área de estudo no delta do rio Amazonas, próximo à região metropolitana de Belém, PA. (b) Estrutura espacial das 16 parcelas analisadas em sete escalas de buffers sob diferentes intensidades de manejo da palmeira açai no leste da Amazônia, Brasil.

O açai é uma palmeira heliófila hiperdominante na Amazônia (ter Steege et al., 2013) com histórico de uso desde os povos pré-colombianos (Levis et al., 2017). Sua proliferação

em ambientes alagados se dá em função da capacidade de perfilhamento de vários indivíduos clones em uma touceira, além da formação de pneumatóforos e fixação de oxigênio pelo sistema radicular (Jardim and Vieira, 2001; Santos et al., 2004). Seu uso principal era destinado a retirada de palmito até meados dos anos 1980 devido à pouca disponibilidade de transporte dos frutos para os centros urbanos (Pollak et al., 1995). Progressivamente, a facilidade de acesso permitiu a exportação dos frutos em menor tempo, atendendo a grande demanda de mercado nos anos 1990, passando o palmito para uma atividade secundária derivada do desbaste de estipes improdutivos (Pollak et al., 1995; C.Barros and Uhl, 1999; Hiraoka, 1995; Jardim, 2002; Weinstein and Moegenburg, 2004; Homma et al., 2006).

DESENHO AMOSTRAL

Nós usamos uma abordagem contendo duas escalas espaciais para variáveis respostas, sendo a diversidade alfa a resposta na escala local ou da parcela, e a diversidade beta a resposta na escala de paisagem, pois esta descreve a substituição de espécies no conjunto das parcelas ou localidades. As variáveis explanatórias também compreendem duas escalas espaciais. Como medida de intensificação do manejo do açaí na escala local foi adotado a densidade de touceiras (Grossmann et al., 2004; Queiroz and Mochiutti, 2001; Freitas et al., 2015). Desta forma foram utilizadas 16 parcelas de floresta de várzea com 0,1 ha, apresentando densidade de açaí entre 20 e 1260 touceiras/ha e obedecendo uma distância de pelo menos 3,2 km entre si (1595 m de raio, Fig. 1b, ver Eigenbrod et al., 2011).

Na escala de paisagem, a intensificação foi estimada usando três métricas calculadas no entorno de cada parcela (cobertura florestal, áreas abertas com manejo intensivo de açaí e densidade de fragmentos), considerando um buffer no entorno das mesmas, com raio partindo do centro da parcela (Jackson e Fahrig, 2015). Sete buffers foram examinados: 200 ha (raio = 797 m), 300 ha (977 m), 400 ha (1128 m), 500 ha (1261 m), 600 ha (1381 m), 700 ha (1492 m) e 800 ha (1595 m). Este procedimento foi adotado para identificar o raio que melhor previa as variações na diversidade das assembleias de árvores (escala do efeito, sensu (Holland et al., 2004; Jackson and Fahrig, 2015). Para tal, foi executada regressões lineares e adotado um estimador da qualidade do modelo de ajuste - para avaliar a força de cada relacionamento (Jackson e Fahrig, 2015, tabela S1, material suplementar). Definido os raios e consequentemente o tamanho das paisagens no entorno das parcelas foi calculada a porcentagem de paisagem conservada (%FC) e o percentual de paisagem coberta por açaí

intensivo (%OA). A porcentagem de FC é dada por: total de floresta conservada / total de área do buffer * 100. Já a porcentagem de OA é dada por: total de açaí intensivo / total de área do buffer * 100. Foi calculado também o número de fragmentos representado pela classe “floresta conservada” (densidade de fragmentos - PD) dentro de cada buffer, utilizando-se o índice de divisão (SI). Esse índice de fragmentação usado como uma medida de configuração da paisagem é dado por: $S = A_T^2 / \sum_{i=1}^n A_i^2$, onde A_T é a área coberta por floresta na paisagem e A_i é a área do fragmento florestal i (Jaeger, 2000). Assim é possível inferir o grau de fragmentação e isolamento no entorno da área focal e prever se ocorre incremento ou redução de diversidade.

Para análise de composição das paisagens no entorno das 16 parcelas focais foi utilizada uma versão modificada do método proposto por Silva et al. (2010) e aperfeiçoado por Ferreira-Ferreira et al. (2014), a partir de técnica de Análise de Imagens baseada em Objetos (OBIA) e imagens adquiridas por sensores de radar de abertura sintética (*synthetic aperture radar* SAR). Foram utilizadas imagens provenientes de três sistemas de sensores: os sensores *Phased Array type L-band Synthetic Aperture Radar* (PALSAR) 1 e 2, a bordo dos satélites *Advanced Land Observation Satellite* (ALOS) 1 e 2, operados pela Agência de Exploração Aeroespacial Japonesa (JAXA), e o sensor SAR à bordo do satélite Sentinel-1, operado pela Agência Espacial Européia (ESA). As imagens foram datadas dos anos de 2015 e 2016.

DIVERSIDADE DAS ASSEMBLEIAS

Diversidade alfa

Para as análises de diversidade taxonômica, foram amostrados todos os indivíduos de árvores/arvoretas com DAP ≥ 5 cm em 12 parcelas de 0,1 ha e quatro de 0,25 ha, distribuídas aleatoriamente na floresta de várzea estuarina próxima a região metropolitana de Belém, Barcarena, Abaetetuba, Ponta de Pedras, Muaná e Cachoeira do Ararí no Estado do Pará nos anos de 2013 (Freitas et al., 2015) e 2017 (dados não publicados, Tabela S2, material suplementar). O tamanho das parcelas foi definido pela completude das amostras (Tabela S3, material suplementar) usando o pacote *entropart* R versão 3.4.1 (Chao e Jost, 2012; Marcon e Hérault, 2015; R Core Team, 2017). As coberturas ficaram entre 80 e 90%, indicando que o esforço de amostragem foi suficiente para estimar as métricas de diversidade dentro de cada local (Chao e Jost, 2012). Os indivíduos foram identificados em campo e por comparação no

herbário MG do Museu Paraense Emílio Goeldi, com auxílio de parobotânico experiente (Carlos Alberto Silva) seguindo classificação do APG IV (Byng et al., 2016).

Para análise de diversidade filogenética, foi adotada uma base de 204 espécies para um conjunto de 47 parcelas gerados no mesmo gradiente de intensidade de manejo para compor uma filogenia regional calibrada no tempo, estimando a distância filogenética contínua entre as espécies amostradas usando inferência Bayesiana e método Markov de cadeia de Monte Carlos (MCMC) (manuscrito 2 dessa tese). A partir dessa base, reduzimos a árvore de consenso para as 68 espécies, 706 indivíduos, 57 gêneros e 28 famílias presentes nas 16 parcelas deste estudo.

Para as análises de diversidade funcional, utilizamos uma base de atributos para 120 espécies de árvores e arbustos, onde foram selecionamos de 3 a 27 indivíduos por espécie em 47 parcelas distribuídas no mesmo gradiente de manejo (manuscrito 1 da tese). Essa base é composta por sete atributos associados à história de vida das plantas que expressam o *trade-off* entre crescimento e reprodução. Densidade da madeira (SSD, $\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) está ligado ao potencial de crescimento e a longevidade; área foliar específica (SLA, $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$) (Díaz et al., 2016; Pérez-Harguindeguy et al., 2013) analisada em perspectiva com massa seca foliar (LDMC, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) e espessura foliar (Lth, mm), expressam o um espectro econômico foliar que representa demandas energéticas e balanço hídrico para maior ou menor investimento em reserva de acordo com as demandas locais (Wright et al., 2004); densidade estomática (N_{est} , $\text{n} \cdot \mu\text{m}^{-2}$) está associado a demanda de água por evapotranspiração, refletindo a condutância estomática imposta por filtros locais; altura máxima da planta (H_{max} , m) está associada à capacidade de crescimento da planta inteira como resposta à competição e dispersão; por fim, massa de sementes (MS, g) reflete a síndrome de dispersão, podendo estar associada ao *trade-off* entre sobrevivência e colonização das plantas em meio ao distúrbio local ou decorrente da fragmentação. Exceto a massa de sementes obtida da literatura (Lorenzi, 2009, 2008, 2002; Wittmann et al., 2010), os demais atributos foram coletados em campo seguindo as sugestões de Pérez-Harguindeguy et al. (2013) para seleção de folhas, tempo de secagem e expressão dos valores. Para obtenção dos valores de densidade estomática, foram contados cinco campos por folha nas cinco folhas utilizadas para mensuração dos atributos foliares em cada indivíduo. A montagem das lâminas seguiu a técnica de impressão foliar, na qual uma gota de adesivo instantâneo universal (éster de cianoacrilato) é depositado sobre uma lâmina e então a superfície abaxial é pressionada durante 5s (Segatto et al., 2004).

Diversidade Beta

Primeiramente, selecionamos 14 parcelas dentre as 16 para agrupá-las de acordo com o contexto da paisagem na qual estavam inseridas considerando a porcentagem de áreas abertas com uso intenso de açaí (%OA) dentro de um buffer de 800 ha no entorno das mesmas, conforme métodos descritos anteriormente. Foi adotada duas categorias de parcelas: 7 cercadas por paisagem com baixo manejo (MBM) apresentaram em média 3.08% (± 1.91) da paisagem coberta por açaí; e 7 cercadas com alto manejo (MAM) apresentaram em média 34.7% (± 20.3) da paisagem coberta por açaí. Assim, foi possível testar como a composição da paisagem no entorno modificaria a substituição taxonômica, funcional e filogenética das espécies considerando o conjunto das parcelas. A correlação das matrizes foi testada por uma Análise Multivariada Permutacional de Variância com 999 aleatorizações com a função *adonis* no R (R Core Team, 2017).

ANÁLISE DE DADOS

Foi adotada a entropia quadrática de Rao com correção de Jost para gerar diversidade alfa taxonômica (TD_Rao), funcional (FD_Rao) e filogenética (PD_Rao) a partir de uma mesma estrutura matemática (De Bello et al., 2010). Para isso, foi utilizada a distância cofenética gerada entre a árvore filogenética e a comunidade e uma matriz de distância de Bray Curtis entre os atributos e a comunidade com o mesmo peso. Esse método permite também avaliar a diversidade beta por meio de um β proporcional que demonstra a rotatividade entre espécies em uma matriz par-a-par por meio de: $\frac{\beta_{add} * 100}{\gamma}$, em que β_{add} é o particionamento beta aditivo par-a-par da comunidade e γ é a diversidade gama total para a comunidade. Beta proporcional representa a proporção da diversidade representada pela diferenciação entre comunidades (ou unidades de amostragem) em uma determinada região (De Bello et al., 2010). Utilizamos também a entropia exponencial de Shannon (1D) e o inverso da concentração de Simpson (2D) como medidas adicionais para demonstrar a variação na comunidade baseada em números de Hill de ordem q (Jost, 2016). 1D Atribui diferentes pesos às espécies abundantes e representa as espécies "comuns" na comunidade, enquanto 2D atribui maior peso às espécies dominantes e, portanto, é tratado como um índice que representa as espécies "muito abundantes" na comunidade (tabela S3, material suplementar).

Para verificar os efeitos da autocorrelação espacial, os resíduos dos melhores modelos equipados com máxima verossimilhança restrita, foram testados usando a função *Moran's I* no pacote “*ape*” do R (Paradis et al., 2004, tabela S4, material suplementar), onde verificamos que não houve relação de nenhuma variável resposta com os resíduos. Para avaliar o efeito de variáveis da paisagem (%FC, %OA e PD) e densidade de açaí na parcela (AS) em cada variável resposta (TD_Rao, FD_Rao, PD_Rao, ¹D e ²D) foi utilizada a abordagem de inferência multi-modelo (Burnham e Anderson, 2002). Todos os preditores foram escalonados e centralizados usando os *escores-z* para permitir uma comparação dos coeficientes de regressão (Garibaldi et al., 2015). Para evitar colinearidade, foram excluídos todos os modelos cujos preditores possuíam coeficientes de correlação superiores a 0,5. Então, geramos modelos representando todas as combinações de variáveis explicativas sem interação, utilizando o critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) e usando estimativas de parâmetros geradas pelos pesos de Akaike (w_i) para cada modelo. Modelos que apresentaram $\sum w_i < 0,95$ foram considerados dentro do parâmetro de confiança de 95% para representar os melhores modelos e aqueles com $\Delta AIC < 2$ foram considerados como tendo plausibilidade semelhante (Burnham e Anderson, 2002). As variáveis explicativas foram consideradas importantes para uma dada variável de resposta se: (i) elas mostrassem uma alta soma de pesos de Akaike (≥ 0.8 , considerando cada modelo candidato no qual eles aparecessem); e (ii) a variância incondicional média do modelo fosse menor do que a estimativa do parâmetro da média do modelo. O percentual de desvio explicado pelo modelo completo em relação ao desvio explicado pelo modelo nulo foi considerado uma medida de adequação do melhor modelo (desvio total do modelo completo / desvio residual nulo*100); isto é um substituto do tamanho do efeito das variáveis explicativas mais importantes em cada variável de resposta (Crawley, 2013). Todos os modelos foram gerados usando função *dredge* incluída no pacote R “*MuMIn*” (Barton, 2018) para a versão R 3.4.1 (R Core Team, 2017).

Resultados

Registramos 68 espécies e 706 indivíduos em 28 famílias ao longo das 16 parcelas sob diferentes níveis de intensidade de manejo em floresta de várzea no estuário Amazônico. A média de densidade de açaí variou de 20 e 1260 touceiras/ha (média de $392,8 \pm 338,3$ touceiras/ha). As famílias mais ricas em espécies foram Fabaceae (30% das espécies), seguida por Malvaceae (10%) e Meliaceae (7%). As espécies mais frequentes em parcelas manejadas com entorno manejado foram *Virola surinamensis* (Rol. ex Rottb.) Warb. (22%), *Theobroma*

cacao L. (14%) e *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg. (11%). Em parcelas manejadas com entorno conservado foram *T. cacao* (25%), *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze (5%) e *Gustavia augusta* L. (5%).

Verificamos que espécies comuns (1D), riqueza filogenética (PD_Rao) e riqueza taxonômica (TD_Rao) foram as variáveis de diversidade com maior porcentagem de explicação (41.6%, $z = 2$, 40.7% e 32%, respectivamente) nos modelos analisados, ambas se relacionando negativamente com a densidade local de açaí (figuras 2b e 2e, 2a, respectivamente, tabela 1, tabela S5, material suplementar). O número de espécies dominantes (2D) e a diversidade funcional (FD_Rao) mostraram tendência à diminuição com a densidade local de açaí, apesar do modelo ser menos explicativo (19.3% e 15.1%, tabela 1).

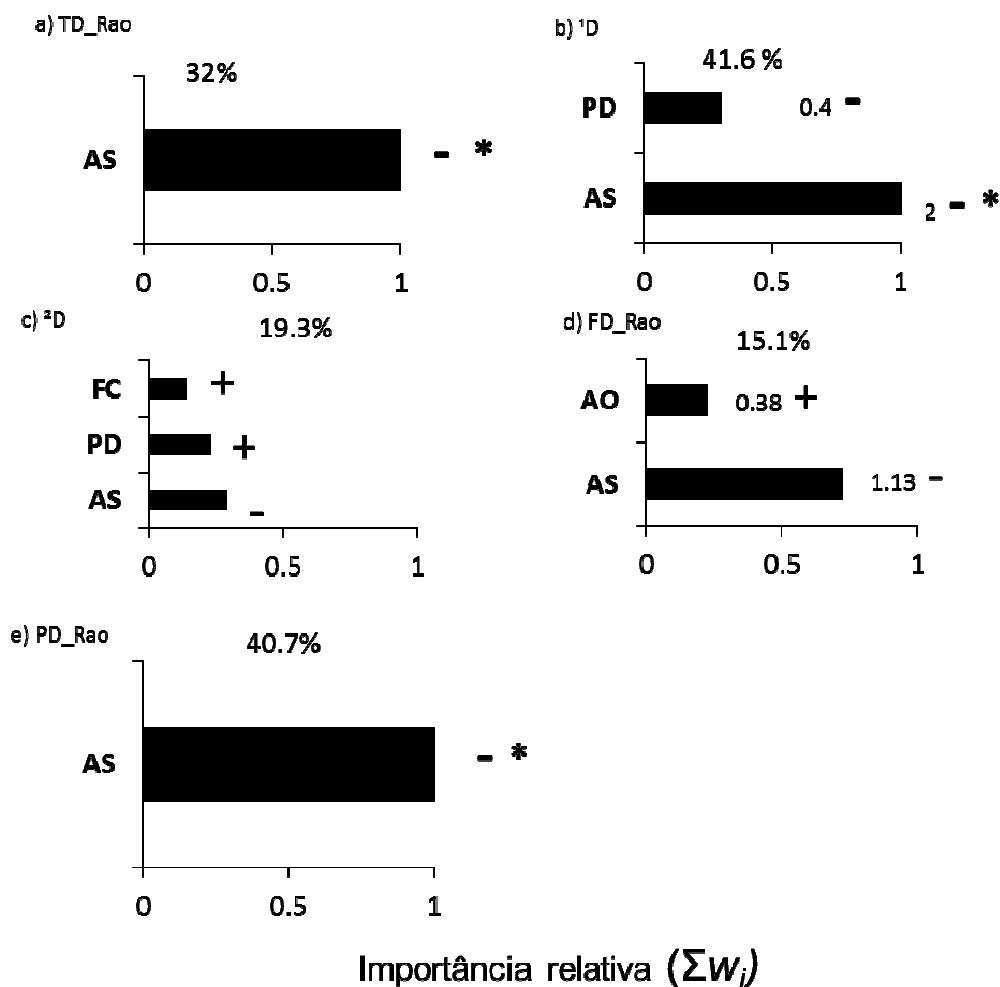


Figura 2. Variáveis preditoras incluídas no conjunto de modelos $\Delta AICc < 2$ (barras pretas) para a diversidade taxonômica (TD_Rao, 1D e 2D), filogenética (PD_Rao) e funcional (FD_Rao) de espécies em floresta de várzea do leste da Amazônia, no Brasil. O somatório do peso de Akaike (Σw_i) mostra a importância de cada variável. As variáveis preditoras na paisagem estão representadas na escala de maior efeito: Porcentagem de Cobertura Florestal (%FC), Porcentagem de Áreas Abertas ocupadas por açaí (%OA) e densidade de fragmentos (PD),

além da variável de distúrbio local, densidade de açaí (AS). O sinal (+/-) das estimativas de parâmetro representa um efeito positivo ou negativo do preditor na variável de resposta. Com asteriscos, indicamos os parâmetros mais precisos ($p < 0,05$), ou seja, aqueles maiores que a variância incondicional; além disso apresentamos os valores de *escore-z* à frente das barras indicando a representatividade da variável na média dos modelos mais parcimoniosos ($AIC < 2$). A bondade do ajuste de cada modelo completo (isto é, a porcentagem de desvio explicado por cada modelo completo) também é indicado para cada caso. Ver tabela S2 no material suplementar para maiores detalhes dos modelos.

Tabela 1. Resultado da seleção de modelos baseado em teoria de informação e inferência multi-modelo para avaliar os efeitos do manejo local de açaí (AS), porcentagem de cobertura florestal (FC), porcentagem de áreas abertas ocupadas por açaí (AO) e número de fragmentos (PD) na diversidade alfa taxonômica (TD_Rao), funcional (FD_Rao), filogenética (PD_Rao), número de Hill para espécies dominantes (1D) e muito abundantes (2D) em 16 parcelas em várzea do estuário amazônico, Brasil. As estimativas de parâmetro da média ponderada (β) e a variação incondicional (UV) são indicadas. Os sinais (+/-) de cada parâmetro representam o efeito (positivo ou negativo) de cada preditor em cada variável resposta (resumo na figura 2). Indicamos em negrito os valores de β mais precisos, ou seja, aqueles mais altos que UV.

	TD_Rao		1D		2D		FD_Rao		PD_Rao	
	β	UV	β	UV	β	UV	β	UV	β	UV
AS	-6.03×10^{-3}	2.42×10^{-3}	-9×10^{-3}	4×10^{-3}	-1.63×10^{-3}	3.19×10^{-3}	-5.1×10^{-5}	4.22×10^{-5}	-1.51×10^{-3}	6.08×10^{-4}
FC					0.012	0.044				
AO							1.61×10^{-4}	3.99×10^{-4}		
PD			-2.4×10^1	5.1×10^1	17.2	39.9				

A análise de diversidade beta taxonômica e funcional revelou comunidades significativamente diferenciadas nos termos do agrupamento ($F_{13,1} = 2.45$, $R^2 = 0.16$, $p = 0.04$; $F_{13,1} = 6.08$, $R^2 = 0.33$, $p = 0.01$, respectivamente) com uma maior substituição taxonômica e funcional em floresta manejada cercada de floresta conservada, porém esse resultado não foi percebido na diversidade beta filogenética ($F_{13,1} = 1.66$, $R^2 = 0.12$, $p = 0.15$, figura 3).

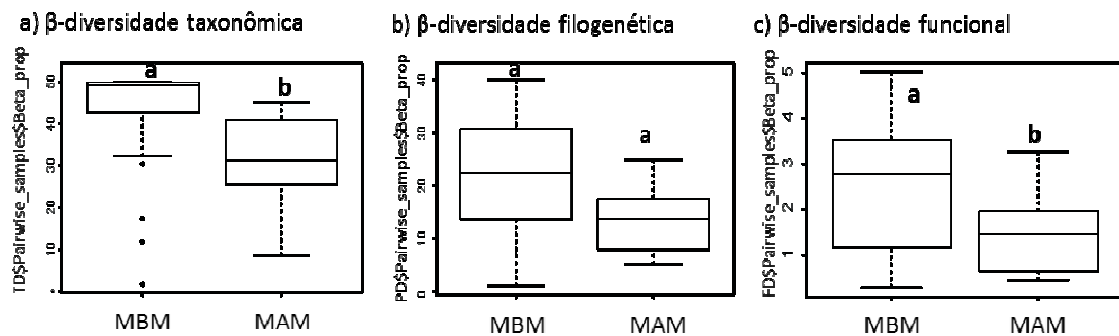


Figura 3. Box plot para diversidade beta taxonômico (a), filogenético (b) e funcional (c) em ambientes manejados inseridos em paisagem de baixo manejo (MBM) e ambientes manejados inseridos em paisagens com alto manejo (MAM) por açaí em várzea estuarina Amazônia. Letras indicam a diferença entre os grupos geradas por Análise Multivariada Permutacional de Variância com 999 aleatorizações.

Discussão

Apesar da exploração de PFNM ser considerado uma alternativa ao desmatamento pela manutenção da floresta em pé, existem ainda poucos estudos avaliando o impacto desta atividade sobre a floresta, particularmente nos níveis de comunidade e ecossistema. Neste contexto nossos resultados sugerem que: 1) o manejo do açaí expresso em escala local (i.e., densidade de touceiras) é o principal determinante das alterações nas assinaturas taxonômica, funcional e filogenética das comunidades em comparação com efeitos da paisagem, com consequências para densidade de espécies abundantes; 2) o contexto de inserção das florestas manejadas para produção do açaí interfere na substituição de espécies e funções, mas não de clados. Em síntese, a intensificação do açaí em diferentes escalas espaciais está associada ao empobrecimento taxonômico, funcional e filogenético e as comunidades tendem a ter menos substituição de espécies e funções quando inseridas em matriz manejada em florestas de várzea do estuário Amazônico.

Este estudo é o primeiro a abordar o efeito do manejo de um PFNM sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética, demonstrado que o manejo de palmeiras de açaí na várzea estuarina é um distúrbio antrópico que se expressa mais localmente do que na paisagem. Por mais que o manejo de açaí seja uma exceção dentro da colheita de PFNM que, em sua maioria, são de difícil detecção por sensoriamento remoto (Peres et al., 2006), sua expressão na paisagem não proporciona efeitos sobre a diversidade tão contundentes quando os demonstrados pelo manejo local. Sendo assim, nossas evidências sugerem que o processo de homogeneização de palmeiras de açaí em várzea estuarina ainda não atingiu um patamar comparável a distúrbios antropogênicos agudos em florestas tropicais (Laurance et al., 2011), com resultados expressivos da perda e fragmentação de hábitat sobre a diversidade taxonômica, funcional e filogenética (Arroyo-Rodríguez et al., 2017). Apesar disso, nossos dados reforçam que o empobrecimento taxonômico (Freitas et al., 2015) fornece mudanças consistentes nas linhagens basais (artigo 2 desta tese) e na funcionalidade das assembleias (artigo 1 desta tese), demonstrando que o atual modelo de exploração de açaí é potencialmente danoso e insustentável no aspecto biológico, contrapondo o que parte da literatura sugere (Pérez and Arnold, 1995; Ros-Tonen, 2000). Isso pôde ser demonstrado também na redução do espaço funcional com consequências para alterações nas estratégias de história de vida (artigo 1 dessa tese); modificações na riqueza e equidade das espécies (Freitas et al., 2015) e uniformidade funcional das comunidades (artigo 1 dessa tese).

Florestas manejadas com baixo manejo no entorno apresentaram maior diversidade beta taxonômica e funcional do que florestas manejadas com entorno manejado, confirmando

parte de nossas expectativas. Esse resultado condiz com diversos estudos que apontam a necessidade de manutenção da floresta intacta na paisagem (Mandle and Ticktin, 2013), principalmente quando a floresta sob manejo de algum PFNM apresenta capacidade de conservar altos níveis de diversidade nativa em comparação com mono ou policulturas agrícolas (Bhagwat et al., 2008; Liu et al., 2016). Isso demonstra que o empobrecimento taxonômico, funcional e filogenético encontrado em escala local neste estudo, pode ser mitigado na escala de paisagem pela manutenção de floresta de baixo manejo. Isso pode estar associado ao fato de que habitats manejados com entorno conservado permitem maior dinâmica de dispersão e variação de diásporos (Duarte et al., 2011), promovendo troca de espécies dentro das florestas manejadas com baixo manejo no entorno. Esse equilíbrio dinâmico mediado pela competição interespecífica está previsto na hipótese de heterogeneidade ambiental que prevê maior incremento de diversidade em função do incremento de heterogeneidade (Levin, 1974), estando de acordo com a hipótese de distúrbios intermediários (Connell, 1978; Huston, 1979).

Apesar da diversidade taxonômica por si só fornece importantes *insights* sobre mudanças na diversidade de espécies submetidas a distúrbios (Freitas et al., 2015; Ribeiro et al., 2015), ela pode subjugar aspectos importantes dos padrões da comunidade (Liu et al., 2016). Nesse estudo, foi verificado que a diversidade filogenética mostrou resultados mais expressivos para o manejo em escala local do que a diversidade taxonômica e funcional, apesar de não ter se expressado da mesma forma na paisagem. Isso mostra que parte da variação geral das mudanças na diversidade funcional pode estar subestimada sob o aspecto apenas da identidade das espécies (Flynn et al., 2009). Além disso, a transferência de espécies dentro dos clados pode não refletir necessariamente a transferência dos clados em si, principalmente quando as comunidades estão inseridas em um contexto com maior disponibilidade de floresta no entorno (Swenson, 2011). Isso foi evidente porque a diversidade α -filogenética decorrente do manejo local não foi demonstrada em diferentes contextos de paisagem para a diversidade β -filogenética, mesmo com alta substituição de espécies e funções entre comunidades manejadas cercadas de baixo manejo. Com isso, percebemos que o manejo desse PFNM atua como processo determinístico local na seleção de espécies, atributos e linhagens evolutivas, conforme encontrado na literatura para montagem de comunidades (Webb et al., 2002; Püttker et al., 2015; Ribeiro et al., 2016; Sfair et al., 2016; Oliveira et al., 2017; Arnan et al., 2018)

Apesar de muitos trabalhos já terem relatado a possibilidade do açaí não se constituir um PFM típico capaz de conciliar produção e conservação da floresta (Hiraoka, 1995; Weinstein and Moegenburg, 2004), nosso trabalho é o primeiro a quantificar isso para diversas facetas da diversidade em um mesmo modelo analítico. Foi verificado que existe redução da diversidade alfa taxonômica, funcional e filogenética e o entorno florestal demonstra grande capacidade de retenção da β -diversidade de espécies e funções, mostrando que a funcionalidade e a identidade das espécies são influenciadas pelo contexto. Diante disso, a conservação de várzea estuarina amazônica depende fundamentalmente da manutenção de florestas de crescimento antigo na paisagem a fim de minimizar os impactos do empobrecimento florístico, funcional e filogenético local. No paradigma da conservação baseada em compartilhamento *versus* poupadores de terra (Green et al., 2005; Phalan et al., 2011), um modelo ideal seria aquele que poupa terras sem reduzir os benefícios econômicos para os povos da floresta (Edwards et al., 2014; Kormann et al., 2017). Para isso, estudos voltados para os aspectos da economia do açaí são urgentes. Além daqueles que quantifiquem a perda de serviços ecossistêmicos gerada pela redução de diversidade taxonômica, funcional e filogenética.

Agradecimentos

Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código Financeiro 001 e pelo projeto INCT Biodiversidade e Uso da Terra – processo 574008/2008. Agradecemos também ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, à Camila Martins e Júlio Alves pelo auxílio nas análises.

Referências

- Anderson, A.B., Magee, P., Gely, A., Augusto, M., Jardim, G., Jardim, M.A.G., 1995. Forest management patterns in the floodplain of the Amazon estuary. *Conserv. Biol.* 9, 47–61.
- Arnan, X., Arcoverde, G.B., Pie, M.R., Ribeiro-Neto, J.D., Leal, I.R., 2018. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. *Sci. Total Environ.* 631–632, 429–438. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.03.037

- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol. Rev.* 92, 326–340. doi:10.1111/brv.12231
- Barbaro, L., Van Halder, I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography (Cop.)*. 32, 321–333. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05546.x
- Barlow, J., Peres, C. a, 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 363, 1787–94. doi:10.1098/rstb.2007.0013
- Barton, K., 2018. Package “MuMIn” Title Multi-Model Inference. *Cran-R* 74.
- Bhagwat, S.A., Willis, K.J., Birks, H.J.B., Whittaker, R.J., 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends Ecol. Evol.* 23, 261–287. doi:10.1016/J.TREE.2008.01.005
- Brasil, 2014. Instrução normativa nº 09, de 30 de dezembro de 2013. Dispõe sobre a criação da Declaração Ambiental e sobre do Relatório Ambiental Anual. Imprensa Oficial do Estado do Pará, Belem, PA.
- Brondízio, E.S., 2008. The Amazonian Caboclo and the Açaí Palm: Forest Farmers in the Global Market, *Advances in economic botany*. New York Botanical Garden Press.
- Brondizio, E.S., Moran, E.F., Mausel, P., Wu, Y., 1994. Land use change in the Amazon estuary: Patterns of caboclo settlement and landscape management. *Hum. Ecol.* 22, 249–278. doi:10.1007/BF02168853
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2^a. ed, Ecological Modelling. New York, NY. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004
- Byng, J., Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F., Byng, J.W., Judd, W.S., Soltis, D.E., Mabberley, D.J., Sennikov, A.N., Soltis, P.S., Stevens, P.F., Briggs, B., Brockington, S., Chautems, A., Clark, J.C., Conran, J., Haston, E., M??ller, M., Moore, M., Olmstead, R., Perret, M., Skog, L., Smith, J., Tank, D., Vorontsova, M., Weber, A.,

2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181, 1–20. doi:10.1111/boj.12385
- C.Barros, A., Uhl, C., 1999. The Economic and Social significance of logging operations on the Floodplains of the Amazon Estuary and prospect for ecological sustainability, in: Padoch, C., Ayres, J.M., Pinedo-Vasquez, M., Henderson, A. (Eds.), *Várzea: Diversity, Development, and Conservation of Amazonia's Whitewater Floodplains*. The New York Botanical Garden: Advances in Economic Botany, pp. 153–168.
- Campbell, A.J., Carneiro, L.G., Maués, M.M., Jaffé, R., Giannini, T.C., Freitas, M.A.B., Coelho, B.W.T., Menezes, C., 2018. Anthropogenic disturbance of tropical forests threatens pollination services to açai palm in the Amazon river delta. *J. Appl. Ecol.* doi:10.1111/1365-2664.13086
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D. a., Bazzaz, F. a., 2004. Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *Am. Nat.* 163, 823–843.
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547. doi:10.1890/11-1952.1
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* (80-.). 199, 1302–1310. doi:10.1126/science.199.4335.1302
- Crawley, M.J., 2013. *The R Book*, 2^a. ed, Wiley. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester. doi:10.1007/s007690000247
- De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Lepš, J., Thuiller, W., 2010. The partitioning of diversity: Showing Theseus a way out of the labyrinth. *J. Veg. Sci.* 21, 992–1000. doi:10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I.C., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Wright, S.J., Sheremet'ev, S.N., Jactel, H., Christopher, B., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D., Gorné, L.D., 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 1–17. doi:10.1038/nature16489

- Duarte, L.D.S., Carlucci, M.B., Fontana, C.S., Hartz, S.M., Pillar, V.D., 2011. Plant diaspore traits as indicators of mutualistic interactions in woody vegetation patches developing into a grassland-forest mosaic. *Community Ecol.* 12, 126–134. doi:10.1556/ComEc.12.2011.1.15
- Edwards, D.P., Gilroy, J.J., Woodcock, P., Edwards, F. a, Larsen, T.H., Andrews, D.J.R., Derhé, M. a, Docherty, T.D.S., Hsu, W.W., Mitchell, S.L., Ota, T., Williams, L.J., Laurance, W.F., Hamer, K.C., Wilcove, D.S., 2014. Land-sharing versus land-sparing logging: reconciling timber extraction with biodiversity conservation. *Glob. Chang. Biol.* 20, 183–91. doi:10.1111/gcb.12353
- Eigenbrod, F., Hecnar, S.J., Fahrig, L., 2011. Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biol. Conserv.* 144, 298–305. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.007
- Ferreira-Ferreira, J., Silva, T.S.F., Streher, A.S., Affonso, A.G., De Almeida Furtado, L.F., Forsberg, B.R., Valsecchi, J., Queiroz, H.L., De Moraes Novo, E.M.L., 2014. Combining ALOS/PALSAR derived vegetation structure and inundation patterns to characterize major vegetation types in the Mamirau?? Sustainable Development Reserve, Central Amazon floodplain, Brazil. *Wetl. Ecol. Manag.* 23, 41–59. doi:10.1007/s11273-014-9359-1
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.* 12, 22–33. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
- Freitas, M.A.B., Vieira, I.C.G., Albernaz, A.L.K.M., Magalhães, J.L.L., Lees, A.C., 2015. Floristic impoverishment of Amazonian floodplain forests managed for açaí fruit production. *For. Ecol. Manage.* 351, 20–26. doi:10.1016/j.foreco.2015.05.008
- Garibaldi, L.A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Aizen, M.A., Boreux, V., Garratt, M.P.D., Carneiro, L.G., Kremen, C., Morales, C.L., Schüepp, C., Chacoff, N.P., Freitas, B.M., Gagic, V., Holzschuh, A., Klatt, B.K., Kremen, K.M., Krishnan, S., Mayfield, M.M., Motzke, I., Otieno, M., Petersen, J., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Sciligo, A., Sinu, P.A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Tschamntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wojciechowski, M., 2015. Trait matching of flower visitors

- and crops predicts fruit set better than trait diversity. *J. Appl. Ecol.* 52, 1436–1444. doi:10.1111/1365-2664.12530
- Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W., Balmford, A., 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science* 307, 550–5. doi:10.1126/science.1106049
- Grossmann, M., Ferreira, F. de J.C., Lobo, G., Couto, R.C. do, Frossmann, M., 2004. Planejamento participativo visando a um manejo sustentável dos açazais no estuário amazônico e regulamentações oficiais, in: Jardim, M.A.G., Mourão, L., Grossman, M. (Eds.), *Açaí (Euterpe Oleracea Mart.): Possibilidades E Limites Para O Desenvolvimento Sustentável No Estuário Amazônico*. Museu Paraense Emílio Geodi, Belem, pp. 123–134.
- Group, C.C.& I.D., 2018. Original and translated papers as well as comments on papers by Wladimir Köppen [WWW Document]. World maps Köppen-Geiger Clim. Classif. URL <http://koeppen-geiger.vu-wien.ac.at/koeppen.htm> (accessed 9.25.18).
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M., Fox, G.A., 2009. *Ecologia vegetal*, 2nd ed. Artmed, Porto Alegre.
- Hiraoka, M., 1995. Land use changes in the Amazon estuary. *Glob. Environ. Chang.* 5, 323–336. doi:10.1016/0959-3780(95)00066-W
- Holland, J.D., Bert, D.G., Fahrig, L., 2004. Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *Bioscience* 54, 227. doi:10.1641/0006-3568(2004)054[0227:DTSSOS]2.0.CO;2
- Homma, A.K.O., Nogueira, O.L., Menezes, A.J.E.A. de, Carvalho, J.E.U. de, Nicoli, C.M.L., Matos, G.B. de, 2006. Açaí: novos desafios e tendências. *Amaz. Ciência Desenvol.* 1, 7–23.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113, 81–101.
- IBGE, 2015. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - Produção da Extração Vegetal e da Silvicultura 2015 [WWW Document]. URL http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/economia/pevs/2015/default_xls.shtm (accessed 2.2.18).
- Instituto Nacional de Meteorologia - INMET [WWW Document], 2017. . Minist. da Agric. Pecuária e Abast. URL <http://www.inmet.gov.br/portal/>

- Jackson, H.B., Fahrig, L., 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 52–63. doi:10.1111/geb.12233
- Jaeger, J.A.G., 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: New measures of landscape fragmentation. *Landsc. Ecol.* 15, 115–130. doi:10.1023/A:1008129329289
- Jardim, M.A.G., 2002. A cadeia produtiva do açaizeiro para frutos e palmito: implicações ecológicas e socioeconômicas no estado do Pará. *Bol. do Mus. Para. Emílio Goeldi, série Antropol.* 18, 287–305.
- Jardim, M.A.G., Vieira, I.C.G., 2001. Composição florística e estrutura de uma floresta de várzea do estuário amazônico, ilha do Combu, Estado do Pará, Brasil. *Bol. do Mus. Para. Emílio Goeldi - Ser. Bot.* 17, 333–354.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river: floodplain systems, in: Dodge, D.P. (Ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., pp. 112–127.
- Kang, S., Ma, W., Li, F.Y., Zhang, Q., Niu, J., Ding, Y., Han, F., Sun, X., 2015. Functional redundancy instead of species redundancy determines community stability in a typical steppe of inner Mongolia. *PLoS One* 10, 1–11. doi:10.1371/journal.pone.0145605
- Kormann, U.G., Hadley, A.S., Tschardtke, T., Betts, M.G., Robinson, W.D., Scherber, C., 2017. Primary rainforest amount at the landscape scale mitigates bird biodiversity loss and biotic homogenization. *J. Appl. Ecol.* 1–11. doi:10.1111/1365-2664.13084
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizão, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Stouffer, P.C., Bruce Williamson, G., Benítez-Malvido, J., Vasconcelos, H.L., Van Houtan, K.S., Zartman, C.E., Boyle, S. a., Didham, R.K., Andrade, A., Lovejoy, T.E., 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biol. Conserv.* 144, 56–67. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.021
- Levin, S.A., 1974. Dispersion and population interactions. *Am. Nat.* 108, 207–228.
- Levis, C., et al., 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science (80-.)*. 355, 925–931. doi:10.1126/science.aal0157
- Lima, R.R., Tourinho, M.M., 1996. Várzeas do Rio Para: principais características e possibilidades agropecuárias. FCAP. Serviços de Documentação e Informação, Belem.

- Liu, C., Guénard, B., Blanchard, B., Peng, Y.Q., Economo, E.P., 2016. Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation. *Ecol. Monogr.* 86, 215–227. doi:10.1890/15-1464.1
- Lorenzi, H., 2009. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil, vol2. 3. e. ed. Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi, H., 2008. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, vol 3. 1 e. ed. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa.
- Lorenzi, H., 2002. Arvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil., vol1. 4. e. ed. Plantarum, Nova Odessa.
- Magnago, L.F.S., Edwards, D.P., Edwards, F.A., Magrach, A., Martins, S. V., Laurance, W.F., 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J. Ecol.* 102, 475–485. doi:10.1111/1365-2745.12206
- Magurran, A.E., 2011. Medindo a diversidade biológica. UFPR, Curitiba.
- Mandle, L., Ticktin, T., 2013. Moderate land use shifts plant diversity from overstory to understory and contributes to biotic homogenization in a seasonally dry tropical ecosystem. *Biol. Conserv.* 158, 326–333. doi:10.1016/j.biocon.2012.08.006
- Marcon, E., Hérault, B., 2015. Entropart : An R Package to Measure and Partition Diversity. *J. Stat. Softw.* 67. doi:10.18637/jss.v067.i08
- Moegenburg, S.M., Levey, D.J., 2002. Prospects for conserving biodiversity in Amazonian extractive reserves. *Ecol. Lett.* 5, 320–324. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00323.x
- Odum, E.P., Barret, G.W., 2013. Fundamentos de ecologia, 1st ed. Cengage Learning, São Paulo.
- Oliveira, F.M.P., Ribeiro-Neto, J.D., Andersen, A.N., Leal, I.R., 2017. Chronic anthropogenic disturbance as a secondary driver of ant community structure: Interactions with soil type in Brazilian Caatinga. *Environ. Conserv.* 44, 115–123. doi:10.1017/S0376892916000291
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K., 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20, 289–290. doi:10.1093/bioinformatics/btg412
- Parolin, P., 2012. Diversity of adaptations to flooding in trees of amazonian floodplain.

- Pesqui. Botânica 63, 7–28.
- Peres, C.A., Peres, C.A., Barlow, J., Laurance, W.F., 2006. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 21, 3–6. doi:10.1016/j.tree.2006.03.007
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167–234.
- Pérez, M.R., Arnold, J.E.M., 1995. Current issues in non-timber forest products research, in: Pérez, M.R., Arnold, J.E.M. (Eds.), *Workshop Research on NTFP Zimbabwe*. 28 Aug - 2 Sep 1995. Center For International Forestry Research / ODA, Bogor, p. 265.
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333, 1289–91. doi:10.1126/science.1208742
- Pollak, H., Mattos, M., Uhl, C., 1995. A profile of palm heart extraction in the Amazon estuary. *Hum. Ecol.* 23, 357–385. doi:10.1007/BF01190137
- Prance, G.T., 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31, 26–38.
- Püttker, T., de Arruda Bueno, A., Prado, P.I., Pardini, R., 2015. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. *Oikos* 124, 206–215. doi:10.1111/oik.01018
- Queiroz, J.A.L. de, Mochiutti, S., 2001. Manejo de mínimo impacto para produção de frutos em açaizais nativos no estuário amazônico. *Comun. Técnico*.
- Rankin, J.M., 1985. Forestry in the Brazilian Amazon, in: Prance, G.T., Lovejoy, T.M. (Eds.), *Amazon*. Pergamon Press, Oxford, pp. 369–392.
- Ribeiro, E.M.S., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B.A., Tabarelli, M., Leal, I.R., 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *J. Appl. Ecol.* 52, 611–620. doi:10.1111/1365-2664.12420

- Ribeiro, E.M.S., Santos, B.A., Arroyo-Rodriguez, V., Tabarelli, M., Souza, G., Leal, I.R., 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* 97, 1583–1592. doi:10.1890/15-1122.1
- Rito, K.F., Arroyo-Rodríguez, V., Queiroz, R.T., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *J. Ecol.* 105, 828–838. doi:10.1111/1365-2745.12712
- Rocha-Santos, L., Benchimol, M., Mayfield, M.M., Faria, D., Pessoa, M.S., Talora, D.C., Mariano-Neto, E., Cazetta, E., 2017. Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. *PLoS One* 12, 1–18. doi:10.1371/journal.pone.0175545
- Ros-Tonen, M.A.F., 2000. The role of non-timber forest products in sustainable tropical forest management. *Holz als Roh - und Werkst.* 58, 196–201. doi:10.1007/s001070050413
- Santos, S.R.M. dos, Miranda, I.D.S., Tourinho, M.M., 2004. Análise florística e estrutural de sistemas agroflorestais das várzeas do rio Juba, Camaetá, Pará. *Acta Amaz.* 34, 251–263.
- Segatto, F.B., Bisognin, D.A., Benedetti, M., Costa, L.C. Da, Rampelotto, M.V., Nicoloso, F.T., 2004. Técnica para o estudo da anatomia da epiderme foliar de batata. *Ciência Rural* 34, 1597–1601. doi:10.1590/S0103-84782004000500042
- Sfair, J.C., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B.A., Tabarelli, M., 2016. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecol. Appl.* 26, 1816–1826. doi:10.1890/15-1673.1
- Sfair, J.C., Bello, F. de, França, T.Q. de, Baldauf, C., Tabarelli, M., 2018. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environ. Res. Lett.* 13. doi:10.1088/1748-9326/aa9f5e
- Shackleton, C.M., Ticktin, T., Cunningham, A.B., 2018. Nontimber forest products as ecological and biocultural keystone species. *Ecol. Soc.* 23, art22. doi:10.5751/ES-10469-230422
- Silva, T.S.F., Costa, M.P.F., Melack, J.M., 2010. Spatial and temporal variability of macrophyte cover and productivity in the eastern Amazon floodplain: A remote sensing approach. *Remote Sens. Environ.* 114, 1998–2010. doi:10.1016/j.rse.2010.04.007
- Singh, S.P., Barbier, E.B., 1996. Chronic disturbance, a principal cause of environmental

- degradation in developing countries. *Environ. Conserv.* 24, 1–2. doi:10.1017/S0376892998000010
- Swenson, N.G., 2011. Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. *PLoS One* 6, e21264. doi:10.1371/journal.pone.0021264
- Team, R.D.C., 2017. R: A language and environment for statistical computing.
- ter Steege et al., 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342, 325–342. doi:10.1126/science.1243092
- Ticktin, T., 2004. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. *J. Appl. Ecol.* 41, 11–21. doi:10.1111/j.1365-2664.2004.00859.x
- Ticktin, T., Ganesan, R., Paramesha, M., Setty, S., 2012. Disentangling the effects of multiple anthropogenic drivers on the decline of two tropical dry forest trees. *J. Appl. Ecol.* 49, 774–784. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02156.x
- Trauernicht, C., Ticktin, T., 2005. The effects of non-timber forest product cultivation on the plant community structure and composition of a humid tropical forest in southern Mexico. *For. Ecol. Manage.* 219, 269–278. doi:10.1016/j.foreco.2005.09.005
- Vogt, N., Pinedo-Vasquez, M., Brondízio, E.S., Rabelo, F.G., Fernandes, K., Almeida, O., Riveiro, S., Deadman, P.J., Dou, Y., 2016. Local ecological knowledge and incremental adaptation to changing flood patterns in the Amazon delta. *Sustain. Sci.* doi:10.1007/s11625-015-0352-2
- Vogt, N.D., Pinedo-Vasquez, M., Brondízio, E.S., Almeida, O., Rivero, S., 2015. Forest Transitions in Mosaic Landscapes: Smallholder's Flexibility in Land-Resource Use Decisions and Livelihood Strategies From World War II to the Present in the Amazon Estuary. *Soc. Nat. Resour.* 28, 1043–1058. doi:10.1080/08941920.2015.1014603
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M. a., Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475–505. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Weinstein, S., Moegenburg, S., 2004. Açaí palm management in the Amazon estuary: course for conservation or passage to plantation? *Conserv. Soc.* 2, 315–346.

- Wittmann, F., Schöngart, J., Brito, J.M. de, Wittmann, A. de O., Piedade, M.T.F., Parolin, P., Junk, W.J., Guillaumet, J.-L., 2010. Manual de árvores de varzea da Amazônia Central: taxonomia, ecologia e uso = Manual of trees from Central Amazonian varzea floodplains: taxonomy, ecology and use. Editor INPA, Manaus.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827.
- WWF, 2014. Non-Timber Forest Products [WWW Document]. URL http://wwf.panda.org/what_we_do/where_we_work/amazon/vision_amazon/models/responsible_forestry_amazon/community_forestry/non_timber/

Material Suplementar

Tabela S1. Valores de regressão linear utilizadas para indicar a qualidade do modelo de ajuste das variáveis explanatórias da paisagem sobre as variáveis resposta. Valores em negrito indicam os melhores ajustes.

Modelo	D1_R ²	α _TD_R ²	α _FD_R ²	α _PD_R ²	α _FD_R ²
X.FC200	0.032	0.038	0.000	0.074	0.008
X.FC300	0.028	0.026	0.000	0.069	0.013
X.FC400	0.026	0.022	0.003	0.071	0.007
X.FC500	0.032	0.025	0.007	0.080	0.003
X.FC600	0.042	0.032	0.014	0.096	0.001
X.FC700	0.044	0.036	0.020	0.106	0.000
X.FC800	0.041	0.038	0.023	0.113	0.000
X.PD200	0.078	0.034	0.026	0.064	0.001
X.PD300	0.160	0.054	0.001	0.083	0.044
X.PD400	0.035	0.007	0.007	0.005	0.079
X.PD500	0.005	0.023	0.045	0.016	0.138
X.PD600	0.102	0.008	0.010	0.011	0.114
X.PD700	0.092	0.032	0.007	0.030	0.005
X.PD800	0.063	0.007	0.034	0.000	0.103
%AO800_açaí	0.010	0.009	0.010	0.001	0.061
%OA200_açaí	0.031	0.057	0.008	0.020	0.041
%OA300_açaí	0.018	0.031	0.010	0.008	0.050
%OA400_açaí	0.012	0.018	0.009	0.004	0.051
%OA500_açaí	0.010	0.012	0.008	0.002	0.052
%OA600_açaí	0.010	0.010	0.008	0.002	0.055
%OA700_açaí	0.010	0.010	0.009	0.001	0.058

Tabela S2 Frequência absoluta de espécies arbóreas de várzea no controle e manejo de florestas de várzea. EG: grupo ecológico. PI: pioneiro; IS: secundário inicial; LS: secundário tardio; CL: clímax, de acordo com Amaral et al., 2009.

Full.names	Family	Control	Managment	EG
Allantoma lineata (Mart. ex O.Berg) Miers	Lecythidaceae	15	1	PI
Amaioua guianensis Aubl.	Rubiaceae	1	0	
Ampelocera edentula Kuhlman.	Ulmaceae	1	0	IS
Aspidosperma excelsum Benth.	Apocynaceae	1	0	LS
Calophyllum brasiliense Cambess.	Calophyllaceae	0	1	LS
Campsiandra comosa var. laurifolia (Benth.) Cowan	Fabaceae	5	0	IS
Caraipa grandifolia Mart.	Calophyllaceae	3	0	IS
Caraipa richardiana Cambess.	Calophyllaceae	1	0	IS
Carapa guianensis Aubl.	Meliaceae	7	19	IS
Caryocar microcarpum Ducke	Caryocaraceae	1	8	IS
Cecropia distachya Huber	Urticaceae	0	2	PI
Cedrela odorata L.	Meliaceae	1	0	CL
Cordia tetrandra Aubl.	Boraginaceae	4	0	PI
Crudia oblonga Benth.	Fabaceae	3	0	LS
Dialium guianense (Aubl.) Sandwith	Fabaceae	0	1	LS
Eriotheca longipedicellata (Ducke) A.Robyns	Malvaceae	1	0	PI
Erythrina fusca Lour.	Fabaceae	1	0	IS
Eschweilera collina Eyma	Lecythidaceae	1	2	LS
Eschweilera coriacea (DC.) S.A.Mori	Lecythidaceae	1	0	LS
Ficus maxima Mill.	Moraceae	0	2	IS
Guarea guidonia (L.) Sleumer	Meliaceae	1	4	LS
Guazuma ulmifolia Lam.	Malvaceae	0	1	PI
Gustavia augusta L.	Lecythidaceae	15	24	IS
Hevea brasiliensis (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae	9	56	LS
Humiria balsamifera Aubl.	Humiriaceae	0	1	PI
Hura crepitans L.	Euphorbiaceae	1	6	IS
Hydrochorea corymbosa (Rich.) Barneby & J.W.Grimes	Fabaceae	2	2	IS
Inga brachyrhachis Harms	Fabaceae	2	0	IS
Inga capitata Desv.	Fabaceae	0	2	IS
Inga edulis Mart.	Fabaceae	7	9	IS
Licania apetala (E.Mey.) Fritsch	Chrysobalanaceae	2	0	PI
Licania guianensis (Aubl.) Griseb.	Chrysobalanaceae	1	0	LS
Licania longistyla (Hook.f.) Fritsch	Chrysobalanaceae	1	0	LS
Macrolobium angustifolium	Fabaceae	1	3	IS

Full.names	Family	Control	Managment	EG
(Benth.) Cowan				
Macrolobium bifolium (Aubl.)				
Pers.	Fabaceae	9	5	IS
Marlierea umbraticola (Kunth)				
O.Berg	Celastraceae	0	1	
Mezilaurus mahuba (A. Samp.)				
van der Werff	Lauraceae	1	2	LS
Mora paraensis (Ducke) Ducke	Fabaceae	2	3	LS
Mouriri_sp	Melastomataceae	0	2	PI
Ormosia coutinhoi Ducke	Fabaceae	14	35	IS
Pachira aquatica Aubl.	Malvaceae	0	1	IS
Parkia nitida Miq.	Fabaceae	0	1	LS
Patinoa paraensis (Huber)				
Cuatrec.	Malvaceae	1	0	LS
Pentaclethra macroloba (Willd.)				
Kuntze	Fabaceae	16	28	LS
Platymiscium trinitatis Benth.	Fabaceae	0	1	LS
Pouteria macrocarpa (Mart.)				
D.Dietr.	Sapotaceae	3	0	PI
Pouteria_sp	Sapotaceae	0	3	PI
Protium krukoffii Swart	Burseraceae	5	3	PI
Pterocarpus santalinoides DC.	Fabaceae	7	35	IS
Quararibea guianensis Aubl.	Malvaceae	1	6	IS
Sarcaulus brasiliensis (A.DC.)				
Eyma	Sapotaceae	6	1	LS
Sloanea grandiflora Sm.	Elaeocarpaceae	4	0	LS
Spondias mombin L.	Anacardiaceae	9	21	PI
Sterculia pruriens (Aubl.) K.				
Schum.	Malvaceae	0	1	IS
Swartzia racemosa Benth.	Fabaceae	5	3	PI
Swartzia polyphylla DC.	Fabaceae	2	0	IS
Symphonia globulifera L.f.	Clusiaceae	1	19	LS
Tapirira guianensis Aubl.	Anacardiaceae	2	2	PI
Tapura singularis Ducke	Dichapetalaceae	1	0	IS
Taralea oppositifolia Aubl.	Fabaceae	7	0	IS
Terminalia dichotoma G.Mey.	Combretaceae	8	1	LS
Theobroma cacao L.	Malvaceae	73	71	IS
Tovomita brevistaminea Engl.	Clusiaceae	7	0	IS
Trichanthera gigantea (Humb. & Bonpl.) Nees	Acanthaceae	1	0	PI
Trichilia micrantha Benth.	Meliaceae	3	1	LS
Trichilia septentrionalis C. DC.	Meliaceae	0	1	LS
Vatairea guianensis Aubl.	Fabaceae	2	0	IS
Virola surinamensis (Rol. ex Rottb.) Warb.	Myristicaceae	10	85	LS
Xylopia emarginata Mart.	Annonaceae	0	2	LS
Zygia latifolia (L.) Fawc. & Rendle	Fabaceae	0	2	IS

Tabela S3. Variáveis dos preditores utilizados nos modelos para variáveis explicativas de distúrbio antrópico crônico (Açaí Stem – AS) e de paisagens em diferentes escalas (porcentagem de cobertura florestal - FC, porcentagem de áreas abertas - OA, e densidade de manchas - PD). Os índices de diversidade utilizados foram: °D (riqueza de espécies), ¹D (Entropia exponencial de Shannon), ²D (inverso da concentração de Simpsom), SES.Fric (Tamanho padronizado da riqueza funcional), SES.Fdis (tamanho padronizado da dispersão funcional), CWM Hmax (Altura máxima ponderado pela comunidade), CSM LDMC (Conteúdo de matéria seca foliar, CSM SLA (área específica foliar), CSM Lth (espessura foliar), CWM SSD (densidade do galho), CWM Nest (número de estômatos) e CWM SM (massa de sementes). A cobertura da amostragem (*C n*) permitiu a padronização de completude para parcelas de diferentes tamanhos (0.1 e 0.25 ha) na floresta de várzea do delta do rio Amazonas, Brasil.

<i>C n</i> (%)	D1	D2	TD_Rao	FD_Rao	PD_Rao	%FC	%OA_açaí	PD
83	3.64	2.5	10.67	1.15	3.35	28.1	3.92	0.11
99	1.09	1.03	4.45	1.14	2.79	55.06	5.80	0.05
85	17.34	13.51	1.85	1.07	1.72	39.93	6.40	0.05
85	16.86	7.12	1.02	1.01	1.01	34.56	3.39	0.05
90	3.21	1.68	5.94	1.16	2.64	41.43	0.12	0.02
87	18.88	12.25	1.66	1.08	1.41	25.21	8.67	0.05
88	13.42	15.81	9.61	1.17	3.8	55.06	2.94	0.03
86	23.57	15.11	13.10	1.15	4.4	57.01	1.35	0.01
96	5.64	3.89	4.23	1.1	2.62	57.81	2.02	0.08
83	2.52	3	10.22	1.15	3.86	23.85	45.22	0.03
78	6.92	6.07	3.721	1.15	2.40	38.76	56.97	0.07
60	11.11	6	1.8	1.07	1.61	17.66	60.9	0.08
88	11	8.2	4.12	1.12	2.50	37.02	46.23	0.06
90	6.24	3.36	3.78	1.12	2.34	62.45	13.70	0.03
96	7.63	3.37	7.29	1.15	2.82	24.15	7.46	0.07
91	9.82	5.41	3.65	1.15	2.36	19.27	51.66	0.05

Tabela S4. Resultados do teste de Moran para autocorrelação espacial em resíduos dos modelos de melhor ajuste de variáveis da comunidade de equipados com máxima verossimilhança restrita.

Variável Resposta	Observado	Esperado	SE	p	Test max.r
D1	-0.19	-0.07	0.10	0.21	0.54
D2	-0.19	-0.07	0.10	0.22	0.50
X.TD.Alpha	-0.19	-0.07	0.10	0.23	0.50
X.FD.Alpha	-0.13	-0.07	0.10	0.51	0.52
X.PD.Alpha	-0.20	-0.07	0.11	0.22	0.50

Tabela S5. Melhores modelos com $\Delta aicc < 2$ incluindo o modelo nulo e completo entre as variáveis preditoras (Densidade de açaí: AS, porcentagem de cobertura florestal: FC, porcentagem de áreas abertas: AO e número de fragmentos: PD) e as variáveis respostas (números de Hill de ordem 0 (0D), 1 (1D) e 2 (2D); tamanho do efeito padronizado para Riqueza funcional (SES.FRic) e dispersão funcional (SES.FDis); CWM dos atributos: massa de semente (SM), altura máxima da planta (H_max), espessura foliar (Lth), densidade específica do caule (SSD), área específica foliar (SLA) e número de estômatos (Nest), em floresta de várzea do leste da Amazônia, no Brasil. Modelo médio (onde mais de um modelo foi selecionado) e valores de importância (w_i) de todos os preditores incluídos são apresentados. Os coeficientes do modelo apresentados em negrito mostram os preditores com intervalos de confiança de 95% que não cruzaram zero (intervalos de confiança apresentados na Figura 2).

Model	AS	FC	AO_açaí	PD	AICc	$\Delta aicc$	w_i
D1							
Model 1	-0.01				107.40	0.00	0.70
Model 2	-0.01		0.07	-81.88	109.09	1.68	0.30
Model 1 (null)					109.60	2.15	0.12
Model 8 (full)	-0.01	-0.06	0.07	-132.90	115.50	8.05	0.01
D2							
Model 1 (null)					99.908	0.00	0.35
Model 2	0.01				100.285	0.38	0.29
Model 3				-74.60	100.71	0.81	0.23
Model 4		0.09			101.787	1.87	0.14
Model 7 (full)	-0.01	0.02	0.05	-72.41	111.4	11.46	0.00
X.TD							
Model 1	-0.01				88.18	0.00	1.00
Model 2 (null)					91.00	2.80	0.12
Model 3 (full)	-0.01	0.00	0.01	-22.76	101.20	12.97	0.00
X.FD							
Model 1	0.00				-50.48	0.00	0.49
Model 2 (null)					-49.38	1.11	0.28
Model 3	1.00		0.00	-95.33	-48.86	1.62	0.22
Model 4 (full)	0.00	0.00	0.00	0.55	-40.70	9.81	0.00
X.PD							
Model 1	0.00				43.97	0.00	1.00
Model 2 (null)					46.70	2.74	0.10
Model 3 (full)	0.00	0.01	0.01	-63.85	-40.70	9.81	0.00

6 CONCLUSÕES

Essa tese traz resultados importantes sobre a exploração do açaí em floresta de várzea estuarina amazônica. Especificamente, disponibilizamos um estudo profundo que demonstrou um empobrecimento taxonômico, funcional e filogenético das assembleias nessa paisagem e uma baixa substituição de espécies e funções em paisagens altamente manejadas. Além disso, foi demonstrado que:

- 1) O manejo promove empobrecimento funcional, reduzindo a diversidade e aumentando a uniformidade funcional. Com isso, a maioria das plantas com estratégia de vida baseada na conservação dos recursos estão sendo eliminadas do sistema;
- 2) O manejo promove empobrecimento filogenético das assembleias, eliminando clados basais e a inundação promove aumento de clados terminais. Estes achados não alteram a composição filogenética das assembleias;
- 3) O empobrecimento florístico, funcional e filogenético é expressado em escala local, sendo a paisagem importante para manter o fluxo de espécies e funções, mas não de clados basais.
- 4) Da forma como é explorado hoje, o açaí é um PFNM insustentável ecologicamente, pois a legislação vigente que busca um manejo de baixo impacto não é obedecida pela maioria da população ribeirinha. Novos estudos voltados para o provimento de serviços e renda pelo manejo do açaí são necessários para regulamentação e fortalecimento internacional dessa prática de manejo.

REFERÊNCIAS

- ADLER, P. B. et al. Trait-based tests of coexistence mechanisms. **Ecology Letters**, v. 16, n. 10, p. 1294–1306, 2013.
- ALBERNAZ, A. L. et al. Tree species compositional change and conservation implications in the white-water flooded forests of the Brazilian Amazon. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 5, p. 869–883, 9 maio 2012.
- ALBERS, H. J.; ROBINSON, E. J. Z. A review of the spatial economics of non-timber forest product extraction: Implications for policy. **Ecological Economics**, v. 92, p. 87–95, 2013.
- ALBUQUERQUE, U. P. et al. Humans as niche constructors: Revisiting the concept of chronic anthropogenic disturbances in ecology. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, p. 1–11, 2017.
- ALMEIDA, S. S. DE et al. Análise florística e estrutura de florestas de várzea no estuário amazônico. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 4, p. 513–524, 2004.
- AMARAL, D. D. DO et al. Checklist da flora arbórea de remanescentes florestais da região metropolitana de Belem e valor historico dos fragmentos, Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais**, v. 4, n. 3, p. 231–289, 2009.
- ANDERSON, A. B. et al. Forest management patterns in the foodplain of the Amazon estuary. **Conservation Biology**, v. 9, n. 1, p. 47–61, 1995.
- ANDERSON, S. D. Engenhos na varzea: uma análise do declínio de um sistema de produção tradicional na Amaônia. In: LÉNA, P.; OLIVEIRA, A. E. DE (Eds.). **Amazônia: a fronteira agrícola 20 anos depois**. [s.l.] Governo do Brasil, SCT/CNPq, Museu Paraense Emílio Goeldi, 1991. p. 363.
- ANDREN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. **Oikos**, v. 71, n. 3, p. 355–366, 1994.
- ARELLANO-RIVAS, A. et al. Effects of Spatial Patch Characteristics and Landscape Context on Plant Phylogenetic Diversity in a Naturally Fragmented Forest. **Tropical Conservation Science**, v. 10, p. 194008291771705, 2017.
- ARNAN, X. et al. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. **Science of the Total Environment**, v. 631–632, p. 429–438, 2018.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Landscape composition is more important than landscape configuration for phyllostomid bat assemblages in a fragmented biodiversity hotspot. **Biological Conservation**, v. 198, p. 84–92, 2016.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, p. 326–340, 2017.

ASEFA, M. et al. Environmental filtering structures tree functional traits combination and lineages across space in tropical tree assemblages. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1–11, 2017.

ASSIS, R. L. et al. Effects of hydroperiod and substrate properties on tree alpha diversity and composition in Amazonian floodplain forests. **Plant Ecology**, v. 216, n. 1, p. 41–54, 2014.

AYRES, J. M. **As matas de varzea do Mamirauá: médio Rio Solimões**. 3. ed. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, 2006.

BARBARO, L.; VAN HALDER, I. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. **Ecography**, v. 32, n. 2, p. 321–333, 2009.

BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 2016.

BARLOW, J.; PERES, C. A. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1787–94, 27 maio 2008.

BARTON, K. Package “MuMIn” Title Multi-Model Inference. **Cran-R**, n. 1, p. 74, 2018.

BERENGUER, E. et al. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. **Global Change Biology**, v. 20, p. 3713–3726, 28 maio 2014.

BHAGWAT, S. A. et al. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 5, p. 261–287, 2008.

BRASIL. **Instrução normativa nº 09, de 30 de dezembro de 2013. Dispõe sobre a criação da Declaração Ambiental e sobre do Relatório Ambiental Anual**. Belém, PA, Imprensa Oficial do Estado do Pará, , 2014.

BRODRIBB, T. J. et al. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. **The New phytologist**, v. 183, n. 3, p. 839–47, 2009.

BRONDIZIO, E. . et al. Land cover in the Amazon estuary: Linking of the thematic mapper with botanical and historical data. **Photogrammetric Engineering and Remote Sensing**, v. 62, n. 8, p. 921–929, 1996.

BRONDIZIO, E. S. et al. Land use change in the Amazon estuary: Patterns of caboclo settlement and landscape management. **Human Ecology**, v. 22, n. 3, p. 249–278, set. 1994.

BRONDÍZIO, E. S. **The Amazonian Caboclo and the Açaí Palm: Forest Farmers in the Global Market**. [s.l.] New York Botanical Garden Press, 2008.

BROOKER, R. W. et al. Don't diss integration: a comment on Ricklefs's disintegrating communities. **The American Naturalist**, v. 174, n. 6, p. 919–921, 2009.

BURNHAM, K. P. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. **Sociological Methods & Research**, v. 33, n. 2, p. 261–304, 1 nov. 2004.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach**. 2^a ed. New York, NY: Springer, 2002. v. 172

BURNS, J. H.; STRAUSS, S. Y. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 13, p. 5302–5307, 2011.

BYNG, J. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, p. 1–20, 2016.

C.BARROS, A.; UHL, C. The Economic and Social significance of logging operations on the Floodplains of the Amazon Estuary and prospect for ecological sustainability. In: PADOCH, C. et al. (Eds.). **Várzea: diversity, development, and conservation of Amazonia's whitewater floodplains**. 13. ed. The New York Botanical Garden: Advances in Economic Botany, 1999. p. 153–168.

CADOTTE, M. W.; CARDINALE, B. J.; OAKLEY, T. H. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 44, p. 17012–17017, 2008.

CAMPBELL, A. J. et al. Anthropogenic disturbance of tropical forests threatens pollination services to açai palm in the Amazon river delta. **Journal of Applied Ecology**, 2018.

CARLUCCI, M. B. et al. Phylogenetic composition and structure of tree communities shed light on historical processes influencing tropical rainforest diversity. **Ecography**, v. 40, n. 4, p. 521–530, 2017.

CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Land-use intensification effects on functional properties in tropical plant communities. **Ecological Applications**, v. 26, n. 1, p. 174–189, 2016.

CATTANIO, J. H.; ANDERSON, A. B.; CARVALHO, M. S. Floristic composition and topographic variation in a tidal floodplain forest in the Amazon Estuary. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 4, p. 419–430, 2002.

CAVENDER-BARES, J. et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian Oak communities. **The American naturalist**, v. 163, n. 6, p. 823–43, 2004.

CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.

CAVENDER-BARES, J.; KITAJIMA, K.; BAZZAZ, F. A. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 4, p. 635–662, 2004.

CHAO, A.; JOST, L. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. **Ecology**, v. 93, n. 12, p. 2533–2547, 2012.

CHAO, A.; MA, K. H.; HSIEH, T. C. **iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity**, 2016. Disponível em: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/>

CHAVE, J. Neutral theory and community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, p. 241–253, 2004.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 93–103, 2009.

CONNELL, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, v. 199, n. 4335, p. 1302–1310, 1978.

CRAINE, J. M. **Resource strategies of wild plants**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2009.

CRAWLEY, M. J. **The R Book**. 2^a ed. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2013.

CRISP, M. D.; COOK, L. G. Phylogenetic niche conservatism: What are the underlying evolutionary and ecological causes? **New Phytologist**, v. 196, n. 3, p. 681–694, 2012.

DALE, V. H. et al. Climate Change and Forest Disturbances. **BioScience**, v. 51, n. 9, p. 723, 2001.

DE BELLO, F. et al. The partitioning of diversity: Showing Theseus a way out of the labyrinth. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 5, p. 992–1000, 2010.

DE CASTRO SOLAR, R. R. et al. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? **Ecology Letters**, v. 18, n. 10, p. 1108–1118, 2015.

DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 1–17, 2016.

DRUMMOND, A. J. et al. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, v. 29, n. 8, p. 1969–1973, 2012.

DUARTE, L. D. S. et al. Plant diaspore traits as indicators of mutualistic interactions in woody vegetation patches developing into a grassland-forest mosaic. **Community Ecology**, v. 12, n. 1, p. 126–134, 2011.

EDWARDS, D. P. et al. Land-sharing versus land-sparing logging: reconciling timber extraction with biodiversity conservation. **Global change biology**, v. 20, n. 1, p. 183–91, jan. 2014.

EIGENBROD, F.; HECNAR, S. J.; FAHRIG, L. Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. **Biological Conservation**, v. 144, n. 1, p. 298–305, 2011.

EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo**. 2. ed. Rio de Janeiro: EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 1997.

FAHRIG, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 487–515, 2003.

FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 9, p. 1649–1663, 2013.

FAHRIG, L. Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, n. 1, p. annurev-ecolsys-110316-022612, 2017.

FAITH, D. P. Threatened species and the potential loss of phylogenetic diversity: Conservation scenarios based on estimated extinction probabilities and phylogenetic risk analysis. **Conservation Biology**, v. 22, n. 6, p. 1461–1470, 2008.

FALESI, I. C.; SILVA, B. N. R. DA. **Ecossistemas de varzea na região do baixo Amazonas**. Belem: Embrapa Amazônia Oriental, 1999.

FERREIRA-FERREIRA, J. et al. Combining ALOS/PALSAR derived vegetation structure and inundation patterns to characterize major vegetation types in the Mamirauá Sustainable Development Reserve, Central Amazon floodplain, Brazil. **Wetlands Ecology and Management**, v. 23, n. 1, p. 41–59, 2014.

FITZHERBERT, E. B. et al. How will oil palm expansion affect biodiversity ? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 10, p. 538–545, 2008.

FLYNN, D. F. B. et al. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, v. 12, n. 1, p. 22–33, 2009.

FRAZER, G. W.; CANHAM, C. D.; LERTZMAN, K. P. **Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from truecolour fisheye photographs, users manual and program documentation**. New York Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, , 1999. Disponível em: <<http://www.caryinstitute.org/science-program/our-scientists/dr-charles-d-canham/gap-light-analyzer-gla>>

FREITAS, M. A. B. et al. Floristic impoverishment of Amazonian floodplain forests managed for açai fruit production. **Forest Ecology and Management**, v. 351, p. 20–26, 2015.

GAOUE, O. G. et al. Non-timber Forest Product Harvest does not Affect the Genetic Diversity of a Tropical Tree Despite Negative Effects on Population Fitness. **Biotropica**, v. 46, n. 6, p. 752–762, 2014.

GARDNER, T. A. et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, n. 6, p. 561–582, 2009.

GARIBALDI, L. A. et al. Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 6, p. 1436–1444, 2015.

GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, 2004.

GENTRY, A. H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 75, n. 1, p. 1–34, 1988.

GERHOLD, P. et al. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 600–614, 2015.

GOOGLE. **Google earth pro**, 2017. Disponível em: <<https://www.google.com/earth/>>

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null Models in Ecology**. Washington, D.C., USA: Smithsonian Institution Press, 1996.

GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, v. 87, n. 1, p. 111–127, 2012.

GREEN, R. E. et al. Farming and the fate of wild nature. **Science (New York, N.Y.)**, v. 307, n. 5709, p. 550–5, 28 jan. 2005.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169–1194, 1977.

GROSSMANN, M. et al. Planejamento participativo visando a um manejo sustentável dos açais no estuário amazônico e regulamentações oficiais. In: JARDIM, M. A. G.; MOURÃO, L.; GROSSMAN, M. (Eds.). **Açaí (Euterpe oleracea Mart.): possibilidades e limites para o desenvolvimento sustentável no estuário amazônico**. Belem: Museu Paraense Emílio Geodi, 2004. p. 123–134.

GROUP, C. C. & I. D. **Original and translated papers as well as comments on papers by Wladimir Köppen**. Disponível em: <<http://koeppen-geiger.vu-wien.ac.at/koeppen.htm>>. Acesso em: 25 set. 2018.

GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **Ecologia vegetal**. 2. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

HIRAOKA, M. Land use changes in the Amazon estuary. **Global Environmental Change**, v. 5, n. 4, p. 323–336, set. 1995.

HOLLAND, J. D.; BERT, D. G.; FAHRIG, L. Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. **BioScience**, v. 54, n. 3, p. 227, 2004.

HOMMA, A. K. O. et al. Açaí: novos desafios e tendências. **Amazônia: Ciência & Desenvolvimento**, v. 1, n. 2, p. 7–23, 2006.

HUBBELL, S. P. Metacommunity Dynamics and the Unified Theory. In: **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)**. [s.l.] Princeton University Press, 2001. p. 113–151.

HUSTON, M. A general hypothesis of species diversity. **The American Naturalist**, v. 113,

n. 1, p. 81–101, 1979.

IBGE. **Pedologia: mapas temáticos de solos, Estado do Pará**. Disponível em: <<http://mapas.ibge.gov.br/tematicos/solos>>. Acesso em: 1 jan. 2015.

IBGE. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - Produção da Extração Vegetal e da Silvicultura 2015**. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/economia/pevs/2015/default_xls.shtm>. Acesso em: 2 fev. 2018.

Instituto Nacional de Meteorologia - INMET. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/portal/>>.

JACKSON, H. B.; FAHRIG, L. Are ecologists conducting research at the optimal scale? **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 1, p. 52–63, 2015.

JAEGGER, J. A. G. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: New measures of landscape fragmentation. **Landscape Ecology**, v. 15, n. 2, p. 115–130, 2000.

JAFFÉ, R. **max.r function**. Disponível em: <https://github.com/rojaff/dredge_mc>. Acesso em: 9 nov. 2018.

JAGER, M. M. et al. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 374–385, 2015.

JARDIM, M. A. G. A cadeia produtiva do açaizeiro para frutos e palmito: implicações ecológicas e socioeconômicas no estado do Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Antropologia**, v. 18, n. 2, p. 287–305, 2002.

JARDIM, M. A. G.; ANDERSON, A. B. Manejo de populações nativas de açaizaireiro no estuário amazônico: resultados preliminares. **Boletim de Pesquisa Florestal, Colombo**, v. 15, p. 1–18, 1987.

JARDIM, M. A. G.; VIEIRA, I. C. G. Composição florística e estrutura de uma floresta de várzea do estuário amazônico, ilha do Combu, Estado do Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Series Botánicas**, v. 17, n. 2, p. 333–354, 2001.

JUNK, W. J. et al. **Amazonia floodplain forests**. New York: Springer, 2010. v. 210

JUNK, W. J. et al. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. **Wetlands Ecology and Management**, 2015.

JUNK, W. J.; BAYLEY, P. B.; SPARKS, R. E. **The flood pulse concept in river: floodplain systems**. (D. P. Dodge, Ed.) Proceedings of the International Large River Symposium. **Anais Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.**, 1989

KAHN, F. Palms as key swamp forest resources in Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 38, p. 133–142, 1991.

KANG, S. et al. Functional redundancy instead of species redundancy determines community

stability in a typical steppe of inner Mongolia. **PLoS ONE**, v. 10, n. 12, p. 1–11, 2015.

KNEITEL, J. M.; CHASE, J. M. Trade-offs in community ecology: Linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, n. 4, p. 69–80, 2004.

KORMANN, U. G. et al. Primary rainforest amount at the landscape scale mitigates bird biodiversity loss and biotic homogenization. **Journal of Applied Ecology**, n. June 2017, p. 1–11, 2017.

LALIBERTE, E. et al. A distance-based framework for measuring from multiple traits functional diversity. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299–305, 2010.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; BILL SHIPLEY. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12. p. 1–28, 2015.

LAURANCE, W. F. et al. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. **Ecology**, v. 87, n. 2, p. 469–482, 2006.

LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. **Biological Conservation**, v. 144, n. 1, p. 56–67, 2011.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386–398, 2010.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 12, p. 267–275, 2010b.

LEES, A. C.; VIEIRA, I. C. G. Oil-palm concerns in Brazilian Amazon. **Nature**, v. 497, p. 188, 2013.

LEVIN, S. A. Dispersion and population interactions. **The American Naturalist**, v. 108, n. 960, p. 207–228, 1974.

LEVIS, C. et al. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. **Science**, v. 355, n. 6328, p. 925–931, 2017.

LIMA, R. R.; TOURINHO, M. M. **Várzeas do Rio Para: principais características e possibilidades agropecuárias**. Belem: FCAP. Serviços de Documentação e Informação, 1996.

LIU, C. et al. Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation. **Ecological Monographs**, v. 86, n. 2, p. 215–227, 2016.

LÔBO, D. et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287–296, 17 mar. 2011.

LOBO, P. C.; JOLY, C. A. Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. In: SCARANO, F. R.; FRANCO, A. C. (Eds.). **Eccophysiological strategies of xerophytic**

and amphibious plants in the neotropics. Rio de Janeiro: Series Oecologia Brasiliensis, vol. IV, 1998. p. 137–156.

LOPES, A. V. et al. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1154–1165, 2009.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil.** vol1. 4. e ed. Nova Odessa: Plantarum, 2002.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil.** vol 3. 1 e ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 2008.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil.** vol2. 3. e ed. Nova Odessa: Plantarum, 2009.

LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology letters**, v. 11, n. 10, p. 995–1003, 2008.

LUIZE, B. G. et al. Effects of the Flooding Gradient on Tree Community Diversity in Várzea Forests of the Purus River, Central Amazon, Brazil. **Biotropica**, v. 47, n. 2, p. 137–142, 2015.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. **Evolution**, v. 17, n. 4, p. 373, 1963.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. The Theory of Island Biogeography. **Science**, n. January, p. 215 pp., 1967.

MAESTRE, F. T. et al. Structure and Functioning of Dryland Ecosystems in a Changing World. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 47, p. 215–37, 2016.

MAGALHÃES, J. L. L.; LOPES, M. A.; QUEIROZ, H. L. DE. Development of a Flooded Forest Anthropization Index (FFAI) applied to Amazonian areas under pressure from different human activities. **Ecological Indicators**, v. 48, p. 440–447, jan. 2014.

MAGNAGO, L. F. S. et al. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 475–485, 2014.

MAGURRAN, A. E. **Medindo a diversidade biológica.** Curitiba: UFPR, 2011.

MALHI, Y. et al. African rainforests: past , present and future. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 20120312, p. 1–10, 2013.

MANDLE, L.; TICKTIN, T. Moderate land use shifts plant diversity from overstory to understory and contributes to biotic homogenization in a seasonally dry tropical ecosystem. **Biological Conservation**, v. 158, p. 326–333, 2013.

MANDLE, L.; TICKTIN, T. Moderate land use changes plant functional composition without loss of functional diversity in India's Western Ghats. **Ecological Applications**, v. 25, n. 6, p.

1711–1724, 2015.

MARCON, E.; HÉRAULT, B. **entropart** : An R Package to Measure and Partition Diversity. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 8, 2015.

MARINHA, C. DE H. DA. **Previsões de Mares**. Disponível em: <<http://www.mar.mil.br/dhn/chm/tabuas/>>. Acesso em: 20 dez. 2013.

MARTELLO, F. et al. Homogenization and impoverishment of taxonomic and functional diversity of ants in Eucalyptus plantations. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 3266, 2018.

MAURENZA, D. et al. Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. **Aquatic Botany**, v. 96, n. 1, p. 7–13, jan. 2012.

MCGARIGAL, K. **Fragstats help**. Amherst University of Massachusetts, , 2015. Disponível em: <<https://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats.help.4.2.pdf>> Acesso em: 20 dez. 2017.

MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution (Personal edition)**, v. 21, n. 4, p. 178–85, 2006.

MCMICHAEL, C. H. et al. Comment on "Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. **Science**, v. 355, n. 6328, p. 925–931, 2017.

MICHAEL, J. E.; PÉREZ, M. R. Can non-timber forest products match tropical forest conservation and development objectives? **Ecological Economics**, v. 39, p. 437–447, 2001.

MOEGENBURG, S. M.; LEVEY, D. J. Prospects for conserving biodiversity in Amazonian extractive reserves. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 320–324, maio 2002.

MOUILLOT, D. et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 3, p. 167–177, 2013.

NADKARNI, M.; KUEHL, Y. Forests beyond trees : NTFPs as tools for climate change mitigation and adaptation. n. 74, 2013.

NOGUEIRA, O. L. **Sistema de Produção do Açaí**. Disponível em: <http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Acai/SistemaProducaoAcai_2ed/>. Acesso em: 20 dez. 2013.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W. **Fundamentos de ecologia**. 1. ed. São Paulo: Cengage Learning, 2013.

OLIVEIRA, F. M. P. et al. Chronic anthropogenic disturbance as a secondary driver of ant community structure: Interactions with soil type in Brazilian Caatinga. **Environmental Conservation**, v. 44, n. 2, p. 115–123, 2017.

OLIVEIRA, M. DO S. P. DE et al. **Cultivo do açaizeiro para produção de frutos**, 2002. (Nota técnica).

ORDOÑEZ, J. C. et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 2, p. 137–149, 2009.

PARÁ, 2030. **Secretaria de Estado de Desenvolvimento Econômico, Mineração e Energia (SEDEME)**. Disponível em: <<http://para2030.com.br/>>. Acesso em: 20 nov. 2018.

PARADIS, E.; CLAUDE, J.; STRIMMER, K. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, v. 20, n. 2, p. 289–290, 2004.

PARDINI, R. et al. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PloS one**, v. 5, n. 10, p. 1–10, jan. 2010.

PAROLIN, P. et al. Tree species distribution in varzea forests of Brazilian Amazonia. **Folia Geobotanica**, v. 39, p. 371–383, 2004.

PAROLIN, P. Submerged in darkness : adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. **Annals of Botany**, v. 103, p. 359–376, 2009.

PAROLIN, P. et al. Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. **Annals of botany**, v. 105, n. 1, p. 129–39, jan. 2010.

PAROLIN, P. Diversity of adaptations to flooding in trees of Amazonian floodplain. **Pesquisas, Botânica**, v. 63, p. 7–28, 2012.

PAVOINE, S. et al. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 165–175, 2011.

PERES, C. A. et al. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. March, p. 3–6, 2006.

PERES, C. A. et al. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2314–2327, 2010.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 167–234, 2013.

PÉREZ, M. R.; ARNOLD, J. E. M. **Current issues in non-timber forest products research**. (M. R. Pérez, J. E. M. Arnold, Eds.) Workshop Research on NTFP Zimbabwe. 28 Aug - 2 Sep 1995. **Anais...** Bogor: Center For International Forestry Research / ODA, 1995. Disponível em: <<http://www.cifor.org/ntfpd/pdf/ntfp-current.pdf>>

PEROVIĆ, D. et al. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 2, p. 505–513, 2015.

PHALAN, B. et al. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. **Science (New York, N.Y.)**, v. 333, n. 6047, p. 1289–91, 2 set. 2011.

PILLAR, V. D. et al. Functional redundancy and stability in plant communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 963–974, 2013.

PINHO, B. X. et al. Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. **Journal of Ecology**, n. December 2016, p. 1–11, 2017.

POLLAK, H.; MATTOS, M.; UHL, C. A profile of palm heart extraction in the Amazon estuary. **Human Ecology**, v. 23, n. 3, p. 357–385, set. 1995.

POORTER, L.; ROZENDAAL, D. M. A. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. p. 35–46, 2008.

PRANCE, G. T. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. **Brittonia**, v. 31, n. 1, p. 26–38, 1979.

PREVEDELLO, J. A.; VIEIRA, M. V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 5, p. 1205–1223, 2010.

PÜTTKER, T. et al. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. **Oikos**, v. 124, n. 2, p. 206–215, 2015.

QUAZI, S. A.; TICKTIN, T. Understanding drivers of forest diversity and structure in managed landscapes: Secondary forests, plantations, and agroforests in Bangladesh. **Forest Ecology and Management**, v. 366, p. 118–134, 2016.

QUEIROZ, J. A. L. DE; MOCHIUTTI, S. **Manejo de mínimo impacto para produção de frutos em açaizais nativos no estuário amazônico** Embrapa Amapá, , 2001. (Nota técnica).

RANKIN, J. M. Forestry in the brazilian amazon. In: PRANCE, G. T.; LOVEJOY, T. M. (Eds.). **Amazon**. Oxford: Pergamon Press, 1985. p. 369–392.

REICH, P. B. The world-wide “fast–slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 3, p. 611–620, 2015.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. **Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1583–1592, 2016.

RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828–838, 2017.

ROBERT E RICKLEFS; RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010.

- ROCHA-SANTOS, L. et al. Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. **PLoS ONE**, v. 12, n. 4, p. 1–18, 2017.
- ROS-TONEN, M. A. F. The role of non-timber forest products in sustainable tropical forest management. **Holz als Roh - und Werkstoff**, v. 58, n. 3, p. 196–201, 2000.
- ROSADO, B. H. P.; DIAS, A. T. C.; DE MATTOS, E. A. Going back to basics: Importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. **Natureza e Conservacao**, v. 11, n. July, p. 15–22, 2013.
- SANTOS, B. A. et al. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, n. 1, p. 249–260, 2008.
- SANTOS, B. A. et al. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented brazilian atlantic forest. **PLoS ONE**, v. 5, n. 9, p. 1–7, 2010.
- SANTOS, B. A. et al. Phylogenetic impoverishment of Amazonian tree communities in an experimentally fragmented forest landscape. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, 2014.
- SANTOS, S. R. M. DOS; MIRANDA, I. D. S.; TOURINHO, M. M. Análise florística e estrutural de sistemas agroflorestais das várzeas do rio Juba, Camaetá, Pará. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 2, p. 251–263, 2004.
- SCHELLENBERGER COSTA, D. et al. Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, n. 4, p. 684–695, 2017.
- SEGATTO, F. B. et al. Técnica para o estudo da anatomia da epiderme foliar de batata. **Ciência Rural**, v. 34, p. 1597–1601, 2004.
- SFAIR, J. C. et al. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. **Ecological Applications**, v. 26, n. 6, p. 1816–1826, 2016.
- SFAIR, J. C. et al. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. **Environ. Res. Lett.**, v. 13, 2018.
- SHACKLETON, C. M.; TICKTIN, T.; CUNNINGHAM, A. B. Nontimber forest products as ecological and biocultural keystone species. **Ecology and Society**, v. 23, n. 4, p. art22, 2018.
- SHAHABUDDIN, G.; PRASAD, S. Assessing Ecological Sustainability of Non-Timber Forest Produce Extraction: The Indian Scenario. **Conservation and Society**, v. 2, n. 2004, p. 235–250, 2004.
- SILVA, T. S. F.; COSTA, M. P. F.; MELACK, J. M. Spatial and temporal variability of macrophyte cover and productivity in the eastern Amazon floodplain: A remote sensing approach. **Remote Sensing of Environment**, v. 114, n. 9, p. 1998–2010, 2010.
- SINGH, S. P.; BARBIER, E. B. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental Conservation**, v. 24, n. 7, p. 1–2, 1996.

SIOLI, H. **Amazônia: fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais**. Petrópolis: Editora Vozes Ltda, 1985.

SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 217–220, 1984.

SOUZA, D. G. et al. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 435, n. December 2018, p. 57–65, 2019.

SPECHT, M. J. et al. Burning biodiversity: Fuelwood harvesting causes forest degradation in human-dominated tropical landscapes. **Global Ecology and Conservation**, v. 3, p. 200–209, 2015.

SRIVASTAVA, D. S. et al. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. **Ecology letters**, v. 15, n. 7, p. 637–48, jul. 2012.

STEEGE, H. Hemiphot . R : Free R scripts to analyse hemispherical photographs for canopy openness , leaf area index and photosynthetic active radiation under forest canopies. **Naturalis Biodiversity Center, Leiden, The Netherlands**, v. Unpublishe, n. May, 2018.

SWENSON, N. G. Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. **PLoS ONE**, v. 6, n. 6, p. e21264, 2011.

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

TAGORE, M. D. P. B.; DO CANTO, O.; SOBRINHO, M. V. Políticas públicas e riscos ambientais em áreas de várzea na Amazônia: o caso do PRONAF para produção do açaí. **Desenvolvimento e Meio Ambiente**, v. 45, n. 0, p. 194–214, 2018.

TANENTZAP, A. J.; LEE, W. G. Evolutionary conservatism explains increasing relatedness of plant communities along a flooding gradient. **New Phytologist**, v. 213, n. 2, p. 634–644, 2017.

TEAM, R. D. C. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria R Foundation for Statistical Computing, , 2017.

TER STEEGE, H. et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**. v. 342, n. 6156, p. 325–342, 18 out. 2013.

TICKTIN, T. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. **Journal of Applied Ecology**, v. 41, n. 1, p. 11–21, 2004.

TICKTIN, T. et al. Disentangling the effects of multiple anthropogenic drivers on the decline of two tropical dry forest trees. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, n. 4, p. 774–784, 2012.

TRAUERNICHT, C.; TICKTIN, T. The effects of non-timber forest product cultivation on

the plant community structure and composition of a humid tropical forest in southern Mexico. **Forest Ecology and Management**, v. 219, n. 2–3, p. 269–278, 2005.

VAMOSI, S. M. et al. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 4, p. 572–592, 2009.

VAN DER PLAS, F. et al. Sensitivity of functional diversity metrics to sampling intensity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 9, p. 1072–1080, 2017.

VILLÉGER, S.; MASON, W. H. N.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290–2301, 2008.

VOGT, N. et al. Local ecological knowledge and incremental adaptation to changing flood patterns in the Amazon delta. **Sustainability Science**, n. 1, 2016.

VOGT, N. D. et al. Forest Transitions in Mosaic Landscapes: Smallholder's Flexibility in Land-Resource Use Decisions and Livelihood Strategies From World War II to the Present in the Amazon Estuary. **Society & Natural Resources**, v. 28, n. 10, p. 1043–1058, 2015.

WEBB, C. O. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, 2000.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475–505, 2002.

WEINSTEIN, S.; MOEGENBURG, S. Açai palm management in the Amazon estuary: course for conservation or passage to plantation? **Conservation & Society**, v. 2, n. 2, p. 315–346, 2004.

WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 33, p. 125–59, 2002.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 5, p. 261–268, 2006.

WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters**, v. 13, n. 10, p. 1310–1324, 2010.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 519–539, 2005.

WITTMANN, F. et al. **Manual de árvores de varzea da Amazônia Central: taxonomia, ecologia e uso = Manual of trees from Central Amazonian varzea floodplains: taxonomy, ecology and use**. Manus: Editor INPA, 2010.

WITTMANN, F. et al. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. **Ecography**, v. 36, n. 6, p. 690–707, 3 jun. 2013.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821–827, 2004.

WWF. **Non-Timber Forest Products**. Disponível em:

<http://wwf.panda.org/what_we_do/where_we_work/amazon/vision_amazon/models/responsible_forestry_amazon/community_forestry/non_timber/>.