SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

FITOGEOGRAFIA E VARIAÇÃO FILOGENÉTICA DE TÁXONS ARBÓREOS EM ÁREAS DA BACIA AMAZÔNICA BRASILEIRA INFLUENCIADAS POR BARRAGENS HIDRELÉTRICAS

Micael Felipe de Moraes

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr

Nova Xavantina-MT
Julho, 2024

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

FITOGEOGRAFIA, VARIAÇÃO FILOGENÉTICA E ADEQUABILIDADE AMBIENTAL DE TÁXONS ARBÓREOS EM ÁREAS DA BACIA AMAZÔNICA BRASILEIRA INFLUENCIADAS POR BARRAGENS HIDRELÉTRICAS

Micael Felipe de Moraes

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr

Nova Xavantina-MT
Julho, 2024

Ficha catalográfica elaborada pela Supervisão de Bibliotecas da UNEMATCatalogação de Publicação na Fonte. UNEMAT - Unidade padrão

Moraes, Micael Felipe de.
M828f Fitogeografia e Variação Filogenética de Táxons Arbóreos em Áreas da Bacia Amazônica Brasileira Influenciadas por Barragens Hidrelétricas / Micael Felipe de Moraes. - Cáceres, 2025.
86f.: il.

Universidade do Estado de Mato Grosso "Carlos Alberto Reyes Maldonado", Ecologia e Conservação/NVX-PPGEC - Nova Xavantina - Doutorado Acadêmico, Campus Universitário de Nova Xavantina.
Orientador: Pedro Vasconcellos Eisenlohr.

1. Represas. 2. Ecossistemas. 3. Florística. 4. Filogenia. I. Moraes, Micael Felipe de . II. Fitogeografia e Variação Filogenética de Táxons Arbóreos em Áreas da Bacia Amazônica Brasileira Influenciadas por Barragens Hidrelétricas.

UNEMAT / MTSCB CDU 502.4

TERMO DE APROVAÇÃO

FITOGEOGRAFIA, VARIAÇÃO FILOGENÉTICA E ADEQUABILIDADE AMBIENTAL DE TÁXONS ARBÓREOS EM ÁREAS DA BACIA AMAZÔNICA BRASILEIRA INFLUENCIADAS POR BARRAGENS HIDRELÉTRICAS

Micael Felipe de Moraes

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação.

Aprovado em [ ] de [ ] de [ ].

Banca Examinadora:

_____

Prof. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr (Orientador)
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

_____

Dr. Marcelo Brilhante de Medeiros (Membro titular-Externo)
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA

_____

Dr. Everton Alves Maciel (Membro titular-Externo)
Universidade Federal de Jataí-GO

_____

Prof. Dra. Simone Matias de Almeida Reis (Membro titular-Interno)
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

_____

Prof. Dra. Solange Aparecida Arrolho da Silva (Membro titular-Interno)
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT

À Levina de Moraes e Maria José de Moraes, dedico.

AGRADECIMENTOS

À entidade suprema que, por convenção popular chamamos de “Deus”, por todas as benfeitorias inexplicáveis concedidas mesmo diante dos desafios, ora mais ora menos árduos, que, confesso, quase me fizeram desistir, mas que, graças a ela, auxiliam na minha (re)construção e crescimento pessoal.

Ao meu orientador, Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr que, em ordem de importância, tem sido (após a entidade divina) o maior responsável pela minha permanência no doutorado, abrindo as portas do nosso LabEc. Admiro como pessoa, ainda mais pelo fato de ter topado o desafio de assumir a minha orientação, praticamente, dois anos decorridos do meu ingresso no doutorado. Pelo tratamento acolhedor desde a minha chegada em Alta Floresta. Pela maneira competente, paciente, humanitária e respeitosa como procede no trato com os seus alunos, transmitindo tranquilidade e confiança, muitas vezes adotando o raro e nobre gesto de “conduzir pelo braço” e ensinar a fazer. Finalmente, por todo o suporte nas análises estatísticas e indicação de fontes bibliográficas que me auxiliam nas descobertas e entendimento de processos.

À minha avó, Levina de Moraes, e mãe, Maria José de Moraes, por todo o suporte financeiro e emocional fornecidos desde o início da minha vida acadêmica. Mulheres simples admiráveis que, com pouco recurso, sempre me presentearam com todo o cuidado e carinho maternos, tratamento este estendido aos meus irmãos (Maxuel Lucas e Michel Rodrigo). Sem dúvidas, o produto final desta tese será dedicado a vocês duas. Alguns anos de distância não serão em vão.

À Instituição Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT) pelos laços construídos desde a minha infância, através de um projeto para capacitar os discentes dos cursos de licenciatura, tendo como palco a extinta e nostálgica Escola Lázara Falqueiro ou ‘escolinha de aplicação’ (em Cáceres) onde me alfabetizei. A mesma instituição contribuiu para a minha formação acadêmica posterior através dos cursos de Licenciatura Plena em Ciências Biológicas e de pós-graduação, em nível de mestrado, em Ciências Ambientais.

Ao Laboratório de Ecologia (LabEc) da Unemat, *Campus* Universitário de Alta Floresta-MT, por propiciar o meu progresso como pesquisador através do seu notório acervo bibliográfico que tem me auxiliado nas análises e descobertas científicas.

À toda a equipe de apoio do CEPTAM, incluindo as ‘senhorinhas’ que auxiliam na limpeza e os senhores vigilantes por tornarem o nosso espaço de trabalho cômodo, aconchegante e seguro, mesmo durante o período pandêmico.

Ao Anderson Almeida, Antônio Carlos Zanzini, equipe MAUA, Florian Wittmann, Guilherme Lobo, Isabel Jones, José Renan Guimarães, Maíra Benchimol, Marcelo Brilhante e Waldemiro Rosa-Junior pela gentileza de fornecerem dados que têm servido de base para a construção da presente tese, ao mesmo tempo em que esclareceram dúvidas e teceram comentários pertinentes sobre o nosso trabalho.

À banca examinadora, composta por Dr. Everton A. Maciel, Dr. Marcelo B. de Madeiros, Simone Matias Reis e Dra. Solange Aparecida Arrolho, cujas sugestões e comentários foram muito proveitosos desde a fase de qualificação para o refinamento deste manuscrito.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de doutorado.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso, *Campus* Universitário de Nova Xavantina, especialmente à equipe docente, pelo suporte durante as disciplinas.

À empresa Intervia Soluções Ltda. por me prestar auxílio financeiro durante o meu primeiro ano de doutorado.

Aos brasileiros, desconhecidos, que, muitas vezes sem saber, financiam os meus estudos através de seus impostos.

Sumário

1. INTRODUÇÃO GERAL 17
CAPÍTULO 1: Gradientes ambientais e distribuição de espécies arbóreas em áreas da Bacia Amazônica brasileira afetadas por barragens hidrelétricas: implicações para a conservação22
1. INTRODUÇÃO 23
2. MATERIAL E MÉTODOS 26
2.1 Área de estudo 26
2.2 Banco de dados florístico 28
2.3 Banco de dados ambiental 29
2.4 Análise de dados 29
3. RESULTADOS 33
4. DISCUSSÃO 40
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS 46
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 47
CAPÍTULO 2: Variação filogenética de táxons arbóreos entre florestas influenciadas por barragens hidrelétricas em rios represados da Bacia Amazônica brasileira 61
1. INTRODUÇÃO 62
2. MATERIAL E MÉTODOS 64
2.1 Área de estudo 64
2.2 Coleta de dados 66
2.2.1 Obtenção das variáveis ambientais 68
2.3 Análise de dados 68
3. RESULTADOS 70
3.1 Estrutura filogenética da comunidade 70
3.2 Influência dos preditores ambientais sobre as métricas padronizadas 72
4. DISCUSSÃO 74
4.1 Estrutura filogenética 74
4.2 Diversidade filogenética 75
4.3 Influência das variáveis ambientais sobre as métricas padronizadas 76
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 78

Lista de figuras

CAPÍTULO 1: Gradientes ambientais e distribuição de espécies arbóreas em áreas da Bacia Amazônica brasileira afetadas por barragens hidrelétricas: implicações para a conservação

Figura 1. Bacia Amazônica com 62 sítios distribuídos na área de influência de seis represas hidrelétricas. 27

Figura 2. Dendrograma gerado pelo método 'pvclust' utilizando o algoritmo UPGMA com distância de Simpson, mostrando as ilhas do Uatumã (destacadas em azul), florestas de Igapó (destacadas em vermelho) e Mistas (destacadas em verde), na área de influência do hidrelétricas construídas em seis rios da Amazônia brasileira. Os números em vermelho (au – aproximadamente imparcial) representam os valores de suporte, com os grupos mais bem apoiados apresentando au > 95% (Suzuki e Shimodaira, 2006), e os números em verde representam os valores de bootstrap (bp). FEP = Floresta Estacional Perenifólia, FESA = Floresta Estacional Aluvial Semidecidual, FOA = Floresta Ombrófila Aberta, FOD = Floresta Ombrófila Densa, Igapó = Floresta Igapó. Rios Amazonas = Aripuanã, Curuá-Una, Madeira, Teles Pires, Tocantins e Uatumã 34

Figura 3 Principais espécies indicadoras (stat ≥ 0,7) e sua distribuição ao longo dos grupos florísticos 1 (Ilhas Uatumã), 2 (Florestas de Igapó) e 3 (mista) 35

Figura 4. Gráfico de ordenação produzido pelo Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS - Sorensen/BrayCurtis) para os sítios dispostos na área de influência de represas hidrelétricas construídas em seis rios da Amazônia brasileira em um espaço bidimensional (estresse = 0,167). Os pontos representam cada ecossistema 36

Figura 5. Diagrama RDA contendo: (a) preditores ambientais, (b) filtros espaciais (MEMs) e (c) preditores ambientais + filtros espaciais para localidades dispostas na área de influência de hidrelétricas construídas na Amazônia brasileira. RDA ambiental-espacial: primeiro eixo (F = 83,50; p = 0,001), segundo eixo (F = 30,83; p = 0,001) 37

Figura 6. Variação da riqueza em função da elevação do terreno em áreas sob influência hidrelétrica em rios da Bacia Amazônica. 40

CAPÍTULO 2: Variação filogenética de táxons arbóreos entre florestas influenciadas por barragens hidrelétricas em rios represados da Bacia Amazônica brasileira

Figura 1. Bacia Amazônica com agora 52 sítios distribuídos na área de influência de seis represas hidrelétricas. Hidrelétricas de Balbina (◊), Jirau (▲), Teles Pires (○) e Tucuruí (Θ). 65
Figura 2. Variação da diversidade filogenética, distância média entre pares e distância média do táxon mais próximo entre barragens instaladas na Bacia Amazônica. 72

Lista de Tabelas

CAPÍTULO 1: Gradientes ambientais e distribuição de espécies arbóreas em áreas da Bacia Amazônica brasileira afetadas por barragens hidrelétricas: implicações para a conservação

Tabela 1 Coeficiente de correlação entre os escores dos eixos RDA e os preditores selecionados pelo modelo composto por variáveis ambientais e filtros espaciais para explicar a variação da composição florística arbórea entre locais dispostos na área de influência de hidrelétricas construídas em seis rios no Amazônia Brasileira. Env: ambiental; Spa: espacial 38

Tabela 2 Importância hierárquica segundo valores Z dos preditores ambientais da variação da riqueza de espécies arbóreas para locais localizados na área de influência de hidrelétricas construídas em seis rios da Amazônia brasileira. Incluímos também a estimação dos coeficientes do modelo, com respectivos Erro Padrão, Erro Padrão Ajustado (EP Ajustado), fator de inflação da variância (VIF) e valor p para a significância dos valores Z. Em negrito, valores de p significativos (≤0,05). BDRLOG: probabilidade de ocorrência do horizonte R; BDRICM: profundidade até o leito rochoso (horizonte R) até 200 cm 39

Informações de suporte (Tabela 1). Lista de espécies indicadoras dos grupos florísticos formados na classificação hierárquica. 56

CAPÍTULO 2: Variação filogenética de táxons arbóreos entre florestas influenciadas por barragens hidrelétricas em rios represados da Bacia Amazônica brasileira

Tabela 1. Descrição das usinas hidrelétricas (UHEs) incluídas no presente estudo e esforço amostral nas áreas de entorno onde se procederam os levantamentos florísticos. 66

Tabela 2. Valores médios padronizados e desvios padrão (±) das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), distância média pareada (ses.MPD) e distância média do táxon mais próximo (ses.MNTD) registrados para as espécies ocorrentes em rios barrados por represas hidrelétricas na bacia amazônica brasileira. 70

Tabela 3. Preditores ambientais selecionados pelo modelo que melhor explicam os resultados das métricas de diversidade e estrutura filogenética padronizadas (ses.). Em negrito as variáveis preditoras significativas. *T*: tamanho do efeito, isto é, o tamanho da

diferença em relação a variação explicada por cada variável ambiental. O significado das variáveis pode ser acessado em Material suplementar 1. 73
Material suplementar 1 (Tabela 1). Descrição das variáveis ambientais empregadas no presente estudo. 84

APRESENTAÇÃO

Em nosso estudo, investigamos os padrões florísticos e filogenéticos da vegetação e modelamos a distribuição espacial das espécies ameaçadas de extinção associadas a seis barragens hidrelétricas construídas em rios da Bacia Amazônica brasileira.

A presente tese está estruturada em dois capítulos. No primeiro, intitulado "Gradientes ambientais e distribuição de espécies arbóreas em áreas da Bacia Amazônica brasileira afetadas por barragens hidrelétricas: implicações para a conservação", investigamos as relações florísticas entre áreas influenciadas por barragens hidrelétricas em rios amazônicos represados em território brasileiro, e elegemos os preditores da riqueza arbórea nesses ambientes. No segundo capítulo, intitulado "Variação filogenética de táxons arbóreos entre florestas influenciadas por barragens hidrelétricas em rios represados da Bacia Amazônica brasileira", comparamos as relações, bem com a estrutura e diversidade filogenéticas entre comunidades de plantas pertencentes a diferentes ecossistemas na área de influência de represas hidrelétricas.

Resumo geral:

Represas hidrelétricas impactam a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas ribeirinhos, além disso, o caráter ecológico das espécies reflete a história biogeográfica de seus ancestrais. Os objetivos do presente estudo foram investigar as relações florísticas e a variação na diversidade e estrutura filogenética arbórea entre ecossistemas ripários associados a barragens hidrelétricas construídas na Amazônia brasileira bem como compreender a importância de preditores ambientais sobre a variação na composição, riqueza arbórea e nas métricas que descrevem os parâmetros filogenéticos dessas áreas. Revisamos as principais bases de dados *online* a fim de acessar as listas florísticas dos estudos conduzidos na área de influência de barragens hidrelétricas no período posterior ao início de operação. Consultamos diversas plataformas que incorporam informações sobre o clima, solo e topografia para obter variáveis ambientais com resolução espacial de 1 km. Com base no banco regional composto por 1.178 espécies arbóreas, geramos uma árvore filogenética usando o pacote "V.PhyloMaker". Calculamos as medidas de diversidade filogenética (PD) e de estrutura filogenética (MPD – Distância Média Pareada e MNTD - distância média do táxon mais próximo), bem como os seus correspondentes padronizados ses.PD, ses.MDP e ses.MNTD. Empregamos o método de mínimos quadrados generalizados (GLS) para testar o efeito das variáveis ambientais sobre as métricas filogenéticas. Descobrimos que a variação florística entre os diferentes ecossistemas da Bacia Amazônica afetados por hidrelétricas é condicionada à ação sinérgica de preditores ambientais e filtros espaciais, de modo que sítios geograficamente mais próximos foram mais similares quanto à composição de espécies arbóreas. Fatores ambientais locais foram determinantes no processo de montagem das comunidades, dentre os quais destacamos aridez, elevação, orientação de vertente (leste e norte), precipitação do trimestre mais frio e presença de fragmentos grosseiros no solo. Além disso, as áreas adjacentes a rios interrompidos por hidrelétricas exibiram um padrão de comunidades agrupadas e aleatórias. ses.MPD foi maior para a área de Balbina em comparação com as áreas de Teles Pires e Tucuruí. A MNTD foi maior em Balbina do que em Teles Pires, mas a diversidade filogenética (PD) foi maior em Teles Pires do que em Balbina e Jirau. Ademais, notamos que as variáveis edáficas foram as que mais se correlacionaram com ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD. Surpreendentemente, a ses.PD diminuiu ao longo do gradiente de distância da

fonte de drenagem principal, revelando que as áreas mais próximas ao rio abrigam maior diversidade de linhagens de árvores. Através dos preditores selecionados pelo modelo e das características intrínsecas das plantas associadas a barragens, sugerimos que quando são forçadas a colonizar as maiores altitudes buscando refúgio contra as condições anóxicas do filtro de inundação, elas precisam transpor a barreira da declividade e, ao atingirem as maiores altitudes, lidam com a rochosidade típica de solos menos profundos. Sugerimos que se evite a instalação de barragens em zonas de planície extensa, de baixa altitude, a fim de reduzir a mortandade de espécies intolerantes ao estresse causado pela inundação e que os esforços governamentais explorem as fontes alternativas de energia. Provavelmente, o tempo de exposição de nossas comunidades ao distúrbio é ainda insuficiente para ter causado grandes alterações na estrutura e diversidade filogenética, mas esses impactos poderão ser gravemente percebidos a longo prazo.
Palavras-chave: Represas, Ecossistemas, Florística, Refúgio, Fatores locais, Filogenia, Diversidade de linhagens.

1. INTRODUÇÃO GERAL

Barragens hidrelétricas são fontes de gases de efeito estufa, especialmente metano, produzidos pela decomposição de árvores mortas enraizadas no fundo dos reservatórios (Fearnside, 2015 e 2019). Acarretam impactos ambientais significativos e muitas vezes irreversíveis em diferentes escalas, o que se reflete diretamente na perda da biodiversidade local (Wang et al., 2014; Benchimol e Peres, 2015; Chen et al., 2015) e no funcionamento dos ecossistemas ribeirinhos devido às alterações nas condições hidrológicas (Assahira et al., 2017). A construção de barragens tem efeitos também sobre a integridade ecológica dos ecossistemas, pois interfere na dinâmica natural do rio, alterando o regime de fluxo da bacia hidrográfica (Wang et al., 2014).

Estima-se que até o final do século XXI aproximadamente 30.000 km² de terra sofra alagamento induzido por represas no Brasil (Guarino et al., 2012). No momento, o Brasil possui 1.341 usinas hidrelétricas que representam acima de 70% da eletricidade gerada no país, acrescentando 52.151 MW à matriz energética, com um custo de produção relativamente baixo se comparado aos combustíveis fósseis (SIGEL/ANEEL, 2018; Da Silva et al., 2020; Guarino et al., 2012). A regulação do fluxo do rio por barragens visando à geração hidrelétrica é uma prática mundialmente difundida (Mallik e Richardson, 2009), mas o conhecimento sobre a integridade dos habitats afetados é ainda insuficiente (Moser et al., 2014). Nas florestas de várzea da Amazônia central, a variação do nível dos rios tem amplitude média de cerca de 10 m e exerce impacto direto sobre a biota (Junk e Piedade, 1993; Junk et al., 1989). Assim, projetos hidrelétricos devem considerar previamente os efeitos da inundação sobre a vegetação associada às barragens (Wang et al., 2014; Assahira et al., 2017), bem como as condições topográficas e paisagísticas locais (Benchimol e Peres, 2015).

Dependendo das características do relevo, a distância até o reservatório determina a redução da cobertura arbórea e rotatividade de espécies lenhosas (Mallik e Richardson, 2009; Stave et al., 2005; Chen et al., 2015). Uma vez que o represamento artificial de rios modifica substancialmente a dinâmica e a extensão da área inundada, algumas espécies de plantas respondem mais favoravelmente ao alagamento induzido por barragem do que outras (Mallik e Richardson, 2009; Lobo et al., 2019). Isso resulta em mudanças na distribuição e composição das plantas, causando a dominância de algumas espécies

adaptadas ao alagamento frequente e restringindo o estabelecimento de outras menos adaptadas a esse estresse (Ceschin et al., 2015).

Mudanças na composição de espécies em habitats ripários adjacentes às barragens envolvem a mortalidade de espécies intolerantes ao estresse causado pelas flutuações do nível de água (Junk, 2013; Jones et al., 2019), aumento nas emissões de gases, declínios na biomassa, na cobertura arbórea e nas diversidades funcional e filogenética locais (Fearnside, 2015; Oliveira, 2019). Mudanças na composição de espécies entre áreas a montante e a jusante de barragens decorrem da pressão seletiva devido à alteração do pulso de inundação, além do fato de esses reservatórios atuarem como barreiras para os propágulos de sementes (Rocha et al., 2020).

As alterações induzidas por barragens sobre a paisagem a jusante se refletem na perda e fragmentação de hábitats (Santos et al., 2020), pois as altas descargas retardam a invasão de plantas terrestres e causam efeitos de borda devido à expansão das áreas desmatadas (Abrahams, 2008; Wang et al., 2014; Assahira et al., 2017), reduções na vazão e umidade do solo (Rajakaruna et al., 2019). Os impactos a montante normalmente envolvem mudanças na conformação original do rio, na qualidade da água, no tempo, magnitude e variabilidade de fluxos diários, sazonais e anuais, bem como no acúmulo de sedimentos no reservatório (Wang et al., 2014; Wu et al., 2019; Da Silva et al., 2020).

Identificar os espaços onde as condições ambientais sejam adequadas às espécies é vital para o planejamento de projetos de conservação, a fim de manter a diversidade dos processos ecológicos, preservar altas densidades de espécies e dar continuidade à conectividade ecológica (Clément et al., 2014). O caráter ecológico das espécies nas comunidades de plantas de hoje reflete a sua história biogeográfica e de seus ancestrais recentes (Webb et al., 2002). A teoria do nicho postula que os gradientes ambientais afetam a distribuição espacial e a linhagem evolutiva das espécies, pois à medida em que as condições ambientais mudam, as diferentes espécies podem encontrar condições adequadas para sua manutenção, crescimento e reprodução. Do mesmo modo, com a conservação filogenética de nicho, as linhagens de espécies tendem a ser restritas a locais de habitat adequados (Silva-Pereira et al., 2020). Desse modo, a análise de estrutura filogenética de comunidades vegetais a partir de métricas que estimam a sua diversidade taxonômica gera informações sobre os processos ecológicos que moldam o ambiente. As distinções entre

espécies co-ocorrentes resultam de modificações em um ancestral comum, pois elas interagem em comunidade e a variação fenotípica está relacionada à sua história evolutiva (Webb et al., 2002). Distribuição filogenética agrupada de táxons indica que o uso de habitat é uma característica conservada entre as espécies da comunidade, isto é, a distância filogenética entre as famílias que compõem a comunidade é menor do que o esperado ao acaso (Webb et al., 2002; Silva-Pereira et al., 2020). Já em uma comunidade sobredispersa filogeneticamente os táxons possuem requisitos semelhantes de nicho, isto é, as espécies mais distantes filogeneticamente (com baixo grau de parentesco) coocorrem (Webb et al., 2002).

Na Bacia Amazônica, 191 barragens estão em operação, com outras 246 planejadas ou em construção (Jones et al., 2019). Nessas áreas, a distribuição de plantas ribeirinhas é notavelmente influenciada por fatores ambientais de natureza hidrológica, tal como hidroperíodo (frequência e tempo de inundação) e velocidade do fluxo; geomórfica; capacidade de dispersão das espécies (Junk, 2013; Wittmann et al., 2019); elevação; profundidade do lençol freático e condições edáficas (Fan et al., 2011; Moser et al., 2014). A correlação da vegetação com essas variáveis ambientais permite prever a evolução dos padrões de distribuição de espécies ribeirinhas que, conforme o seu nível de tolerância a esses preditores, podem apresentar nicho ecológico espacialmente mais amplo ou se distribuir de forma restrita a certos ambientes (Fan et al., 2011; Neiff et al., 2020).

Comunidades de árvores de florestas tropicais são altamente vulneráveis à fragmentação, sofrendo perda de espécies (e.g., Laurance et al., 1998). Portanto, identificar o habitat adequado para a colonização de árvores ripárias é importante para otimizar programas de manejo dos recursos naturais circundantes aos reservatórios visando à recuperação de áreas degradadas com espécies nativas tolerantes ao estresse e controle de espécies invasoras (Hoffman et al., 2008). Tendo esses aspectos em mente, gestores locais devem considerar completamente os impactos ecológicos desses reservatórios antes de quaisquer medidas de manejo serem tomadas (Fan et al., 2011). Assim, da forma como são construídos, os estudos e relatórios de impacto ambiental (EIAs/RIMAs) carecem de detalhamentos práticos e teóricos ao priorizarem apenas as áreas passíveis de inundação (Soito e Freitas, 2011). Muitas vezes as licenças de instalação não satisfazem as condições estabelecidas como pré-requisitos porque forças políticas, ainda que desprestigiadas de

qualquer aparato técnico, aceleram o processo de aprovação de projetos mesmo diante de relatórios inconsistentes, muitas vezes desprovidos de estudos prévios de viabilidade (Fearnside, 2019).

Estudos que avaliam os padrões de composição e riqueza de plantas são ainda muito escassos e pontuais nos rios da Bacia Amazônica, especialmente nas áreas influenciadas por barragens hidrelétricas. Portanto, compreender os impactos causados por hidrelétricas nesses ecossistemas é fundamental para a conservação das espécies e para o desenvolvimento sustentável (Da Silva et al., 2020; Schöngart et al., 2021; Oliveira et al., 2021). Poucas iniciativas foram implementadas, até então, para melhorar a gestão de paisagens afetadas por reservatórios de barragens (Guarino et al., 2012; Santos et al., 2020). Se uma barragem é inevitável, as perdas de habitat e biodiversidade devem ser compensadas pela criação de áreas protegidas, com adoção de estratégias que priorizem a restauração dos espaços afetados e adjacências com espécies de plantas adaptadas ao habitat (Benchimol e Peres, 2015; Wang et al., 2014). Adicionalmente aos efeitos das barragens, informações sobre a distribuição espacial das espécies podem auxiliar no planejamento da conservação, em projetos de recuperação de habitats degradados e previsão de impactos antropogênicos e climáticos (Mousazade et al., 2019).

A Amazônia é considerada um *hotspot* de mudanças climáticas, ou seja, região altamente vulnerável a extremos de precipitação e temperatura (Soito e Freitas, 2011). Embora a região Norte apresente o maior potencial energético do Brasil, estimado em 59.218 MW, projeções indicam que as mudanças climáticas poderão afetar sobremaneira a geração energética devido às variações nos padrões de precipitação e aumento de temperatura (De Jong et al., 2021). Altas temperaturas e secas mais frequentes no Norte anunciam escassez hídrica e déficit no reabastecimento nos reservatórios hidrelétricos e rios amazônicos (Souza-Dias et al., 2018). Assim, há fortes indícios de que nos próximos anos as mudanças climáticas resultem em perda acentuada do potencial energético e crise no suprimento de energia hidrelétrica nessas áreas (De Jong et al., 2021 e 2018; Soito e Freitas, 2011).

A Floresta Amazônica é alvo de diversas ameaças, refletidas principalmente na expansão das fronteiras agrícolas, exploração ilegal de madeira e minério, mudanças climáticas, entre outras (Soito e Freitas, 2011; Fischer et al., 2021). Dado o enorme

aumento nos investimentos em infraestrutura hidrelétrica, estudos sobre a biodiversidade em muitos sistemas terrestres, incluindo a Bacia Amazônica, são visivelmente escassos (Benchimol e Peres, 2015). Adicionalmente, o represamento de rios por barragens hidrelétricas constitui uma ameaça crescente para os ecossistemas fluviais, comprometendo a estrutura e função desses ambientes.

CAPÍTULO 1. (Submetido à revista científica *Folia Geobotanica*)

CAPÍTULO 1: Gradientes ambientais e distribuição de espécies arbóreas em áreas da Bacia Amazônica brasileira afetadas por barragens hidrelétricas: implicações para a conservação

Resumo

A identificação de habitat adequado para a colonização de árvores ribeirinhas é importante para otimizar os programas de gestão de recursos naturais ao redor dos reservatórios. Nós investigamos as relações florísticas entre ecossistemas ribeirinhos associados a hidrelétricas construídas na Amazônia brasileira e selecionamos preditores da variação da biodiversidade nesses ecossistemas. Abordamos as seguintes questões: (1) como os ecossistemas da Amazônia brasileira afetados por hidrelétricas estão relacionados floristicamente? (2) como as variações ambientais em grande e pequena escala afetam a composição e a riqueza das árvores? Acessamos dados florísticos de 62 locais da área de influência de hidrelétricas no período posterior ao início da operação, para os quais obtivemos 54 variáveis ambientais. Descobrimos que a variação florística entre os diferentes ecossistemas da Bacia Amazônica afetados por hidrelétricas é condicionada pela ação sinérgica de preditores ambientais e filtros espaciais. Os fatores ambientais locais foram fundamentais neste sentido, entre os quais destacamos a aridez, a elevação, a orientação das encostas (leste e norte), a precipitação do bairro mais frio e a presença de fragmentos grosseiros no solo. Através dos preditores selecionados pelo modelo e das características intrínsecas das plantas associadas às barragens, sugerimos que quando tais plantas são forçadas a colonizar as maiores altitudes buscando refúgio contra as condições anóxicas do filtro de inundação, elas precisam atravessar a barreira da inclinação do terreno e, ao atingirem essas altitudes mais elevadas, precisam lidar com a rochosidade típica de solos mais rasos. Sugerimos que se evite a construção de barragens em planícies de baixa altitude, a fim de reduzir a mortalidade de espécies intolerantes ao estresse das cheias.

PALAVRAS-CHAVE: reservatórios, ecossistemas, florística, fatores locais, refúgio

1. INTRODUÇÃO

As barragens hidroelétricas são fontes de gases do efeito de estufa, especialmente metano, produzidos pela decomposição de árvores mortas enraizadas no fundo dos reservatórios (Fearnside 2015, 2019). Causam impactos ambientais significativos e muitas vezes irreversíveis em diferentes escalas, o que se reflete diretamente na perda da biodiversidade local (Wang et al. 2014; Benchimol e Peres 2015; Chen et al. 2015) e no funcionamento dos ecossistemas ribeirinhos devido a alterações na condições hidrológicas (Assahira et al. 2017). A construção de barragens também tem efeitos na integridade ecológica dos ecossistemas porque interfere na dinâmica natural do rio, alterando o regime de fluxo da bacia hidrográfica (Wang et al. 2014).

Dado que o represamento artificial do rio modifica substancialmente a dinâmica e a extensão da área inundada, algumas espécies de plantas respondem mais favoravelmente às inundações induzidas pelas barragens do que outras (Mallik e Richardson 2009; Lobo et al. 2019). Este facto resulta em alterações na distribuição e composição das plantas, provocando o domínio de algumas espécies adaptadas a inundações frequentes e restringindo o estabelecimento de outras menos adaptadas a este stress (Ceschin et al. 2015). Mudanças na composição de espécies em habitats ribeirinhos adjacentes a barragens envolvem mortalidade de espécies intolerantes ao estresse causado por flutuações no nível da água (Junk 2013; Jones et al. 2019), aumento nas emissões de gases, declínio na biomassa, cobertura de árvores e alterações funcionais e filogenéticas locais. diversidades (Fearnside 2015; Oliveira et al. 2019). As mudanças na composição de espécies entre as áreas a montante e a jusante das barragens decorrem da pressão seletiva devido à alteração do pulso de inundação, além do fato de esses reservatórios atuarem como barreiras para os propágulos de sementes (Rocha et al. 2020).

As alterações induzidas pelas barragens na paisagem a jusante refletem-se na perda e fragmentação de habitat (Santos et al. 2020), uma vez que as descargas elevadas retardam a invasão de plantas terrestres e causam efeitos de borda devido à expansão de áreas desmatadas (Abrahams 2008; Wang et al. 2014; Assahira et al. 2017), reduções no fluxo e na umidade do solo (Rajakaruna et al. 2019). Os impactos a montante normalmente envolvem mudanças na conformação original do rio, qualidade da água, tempo, magnitude

e variabilidade dos fluxos diários, sazonais e anuais, e acumulação de sedimentos no reservatório (Wang et al. 2014; Wu et al. 2019; Da Silva et al. 2020).

Na Bacia Amazônica, 191 barragens estão em operação e 246 estão em planejamento ou em construção (Jones et al. 2019). Nestas áreas, a distribuição das plantas ripárias é notavelmente influenciada por factores ambientais de natureza hidrológica, como o hidroperíodo (frequência e tempo das cheias) e a velocidade do fluxo; geomórfico; capacidade de dispersão de espécies (Junk 2013; Wittmann et al. 2019); elevação; profundidade do lençol freático; e condições edáficas (Fan et al. 2011; Moser et al. 2014). A correlação da vegetação com essas variáveis ambientais permite prever a evolução dos padrões de distribuição de espécies ribeirinhas que, dependendo do seu nível de tolerância a esses preditores, podem apresentar nicho ecológico espacialmente mais amplo ou distribuir-se de forma restrita a determinados ambientes (Fan et al. 2011;

As comunidades de árvores de florestas tropicais são altamente vulneráveis à fragmentação e à perda de espécies (por exemplo, Laurance et al. 1998). Portanto, a identificação de habitat adequado para a colonização de árvores ribeirinhas é importante para otimizar os programas de gestão de recursos naturais em torno dos reservatórios para restaurar áreas degradadas com espécies nativas tolerantes ao estresse e controlar espécies invasoras (Hoffman et al. 2008). Com estes aspectos em mente, os gestores locais devem considerar plenamente os impactos ecológicos destes reservatórios antes de serem tomadas quaisquer medidas de gestão (Fan et al. 2011). Assim, pela forma como são construídos, os estudos e relatórios de impacto ambiental carecem de detalhes práticos e teóricos, priorizando apenas as áreas passíveis de inundação (Soito e Freitas 2011). Muitas vezes as licenças de instalação não atendem às condições estabelecidas como pré-requisitos porque as forças políticas, mesmo desfavorecidas de qualquer aparato técnico, aceleram o processo de aprovação de projetos mesmo diante de relatórios inconsistentes, muitas vezes desprovidos de estudos de viabilidade prévios (Fearnside 2019).

Estudos que avaliam padrões de composição e riqueza vegetal ainda são muito escassos e ocasionais nos rios da Bacia Amazônica, em áreas influenciadas por hidrelétricas. Poucas iniciativas foram implementadas até o momento para melhorar a gestão das paisagens afetadas pelos reservatórios das barragens (Guarino et al. 2012; Santos et al. 2020). Se uma barragem for inevitável, as perdas de habitat e de biodiversidade devem ser

compensadas através da criação de áreas protegidas, com a adoção de estratégias que priorizem a restauração dos espaços afetados e adjacências com espécies vegetais adaptadas ao habitat (Benchimol e Peres 2015; Wang et al. 2014). Além dos efeitos das barragens, as informações sobre a distribuição espacial das espécies podem auxiliar no planejamento da conservação, nos projetos de restauração de habitats degradados e na previsão de impactos antrópicos e climáticos (Mousazade et al. 2019).

Compreender os impactos causados pelas hidrelétricas nesses ecossistemas é fundamental para a conservação das espécies e o desenvolvimento sustentável (Da Silva et al. 2020; Schöngart et al. 2021; Oliveira et al. 2021). Contudo, uma limitação potencialmente dificulta estudos em macroescala nesse sentido: a escassez de dados temporais ("antes/depois" da instalação de hidrelétricas). Por outro lado, como demonstraremos neste trabalho, mesmo com tal limitação é possível extrair informações valiosas de trabalhos realizados após a referida instalação, principalmente se modelarmos padrões florísticos em relação aos descritores climáticos, edáficos e topográficos.

Neste estudo, consultamos cerca de 2.000 publicações e acessamos as listas florísticas de artigos recuperados de bases de dados on-line e repositórios institucionais. Os trabalhos consistem em inventários de vegetação arbórea e táxons análogos (e.g. palmeiras e arbustos) realizados nas proximidades e após enchimento de seis hidrelétricas construídas em rios da Amazônia brasileira: Balbina (Rio Uatumã), Curuá-Una (Curuá-Una Rio), Dardanelos (Rio Aripuanã), Jirau (Rio Madeira), Teles Pires (Rio Teles Pires) e Tucuruí (Rio Tocantins). Em seguida, examinamos a variação florística entre os habitats ribeirinhos associados a essas barragens, com o objetivo de descobrir padrões de composição e riqueza de espécies arbóreas. Os objetivos do estudo foram: (a) investigar as relações florísticas entre os ecossistemas ribeirinhos em áreas afetadas por hidrelétricas construídas na Amazônia brasileira; e (b) selecionar os principais preditores de variação na composição e riqueza arbórea nessas áreas. Para atender a esse objetivo, desenvolvemos as seguintes questões: (1) Como os diferentes ecossistemas da Amazônia brasileira afetados por hidrelétricas estão floristicamente relacionados entre si? (2) Como as variações ambientais de grande e pequena escala (relacionadas ao clima, distância do curso d'água, solo e topografia) afetam a composição e riqueza de espécies arbóreas desses ecossistemas na área de influência de seis barragens construídas no rios da Amazônia brasileira? Para a questão 1,

esperamos um padrão de distinção florística entre ecossistemas análogos na bacia, porque os fatores ambientais locais tendem a ser mais determinantes no processo de formação de comunidades arbóreas, especialmente em áreas afetadas por hidrelétricas (Moser et al. 2014). Para a questão 2, esperamos que áreas com maior altitude e distantes da principal fonte de drenagem sejam notavelmente mais ricas em espécies arbóreas (Lobo et al. 2019; Guimarães et al. 2021) porque estão menos expostas ao estresse causado pelas inundações e pela ação desse filtro ambiental, que tende a reduzir a riqueza local por causar mortalidade de árvores (Resende et al. 2019; Neiff et al. 2020). Se estas hipóteses se confirmarem, apoiaremos a ideia de que as restrições ambientais moldam as preferências de habitat das espécies em regiões onde os rios são represados, o que seria justificado pelo facto de tais barragens promoverem a mortalidade de espécies vulneráveis a condições anóxicas em áreas de baixa altitude que são afetadas por inundações periódicas ou permanentes (Junk 1984; Schöngart et al. 2021).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A Bacia Amazônica está localizada na porção norte da América do Sul (6° N - 20° S, 79° W - 48° W) e compreende a maior rede hidrográfica do mundo, cobrindo uma área de 6.915.000 km², equivalente a 44% do continente (Zhong et al. 2021). Está espalhada por sete países, incluindo o Brasil, que abriga cerca de dois terços de sua área total, atravessando as planícies andina (porção ocidental), Guiana (porção norte), brasileira (porção sul) e amazônica (porção central). (Zhong et al. 2021; OEA 2005). A Bacia Amazônica tem um gradiente de elevação acentuado, que vai desde o nível do mar, na foz do Rio Amazonas, estendendo-se através de florestas montanhosas até a Cordilheira dos Andes, a uma altitude de 6.500 m (OEA 2005; Buscardo et al. 2016). O Rio Amazonas atravessa a bacia desde sua nascente no Peru até o Oceano Atlântico, a leste, cobrindo 7.100 km2 e abrangendo 10 sub-bacias, sendo as principais os rios Juruá, Negro, Madeira, Tapajós e Xingu (OEA 2005. Fig. 1).

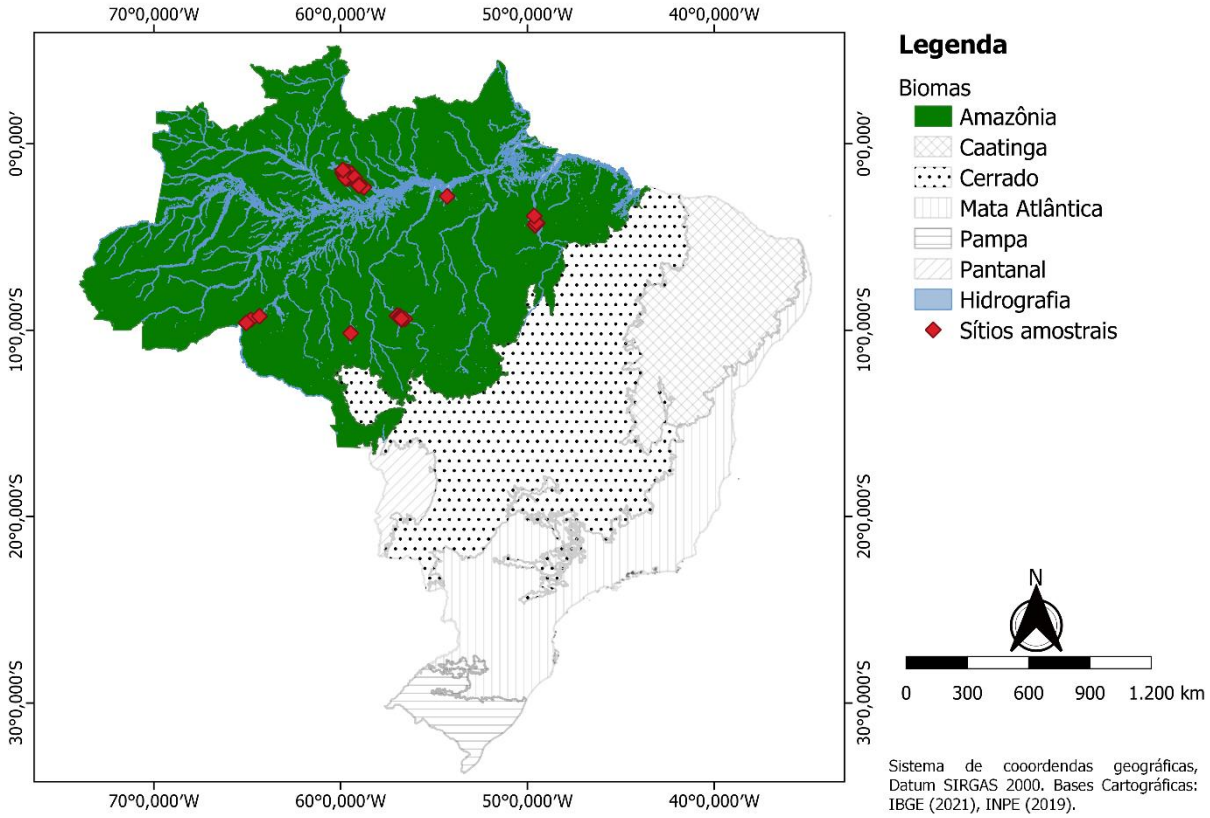


Figura 1. Bacia Amazônica com 62 sítios distribuídos na área de influência de seis represas hidrelétricas.

Na Bacia Amazônica predominam três classes climáticas segundo Köppen: tropical úmido (Af), tropical de monções (Am) e tropical úmido-seco (Aw). A precipitação média anual é de 2.222,55 mm e a temperatura média anual é de 24,12 °C. Os extremos climáticos tornaram-se progressivamente mais intensos nas últimas décadas, com acentuada severidade nas estações seca e chuvosa (Zhong et al. 2021; Buscardo et al. 2016). Em relação aos aspectos vegetacionais, existem cerca de 8.224 espécies de árvores conhecidas na Amazônia (Oliveira-Filho et al. 2021), com a maior parte da bacia coberta por floresta tropical perene decídua (Coutinho 2016; Oliveira-Filho et al. 2021). Os ecossistemas de solo sólido caracterizam-se nomeadamente por uma topografia dissecada em planaltos com solo argiloso e vales com solos arenosos (Buscardo et al. 2016). As florestas inundáveis são fortemente influenciadas por mudanças sazonais na profundidade do lençol freático, contrastando com a paisagem circundante de terras áridas pelo excesso de umidade, cujos solos variam de arenosos férteis a franco-argilosos (Pires e Prance 1985).

No presente estudo, examinamos diferentes tipos de vegetação amazônica (doravante, ecossistemas), mesclando ambientes terrestres sólidos e inundáveis, com destaque para Campinarana, Floresta Estacional Perene, Floresta Estacional Aluvial Semidecidual, Floresta Igapó, Floresta Ombrófila Aberta e Floresta Ombrófila Densa (Floresta tropical).

2.2 Banco de dados florístico

Foram revisadas as bases de dados on-line Google Scholar, SciDirect, SciELO e Web of Science e empregaram-se os seguintes termos de busca: intitle: "floristic" "amazon" "dam"; intitle: “florística” “nome da hidrelétrica” “barragem”; intitle: "richness" "Amazon" "riverine" "forest" e, por fim, intitle: "richness" "forests" "Amazon" "basin", nas línguas inglesa e portuguesa, bem como repositórios de algumas instituições de ensino superior nacionais (INPA, UFPA, UFMT, UnB, UNEMAT e UniR) para acessar listas florísticas a partir de inventários da flora arbórea, incluindo palmeiras e arbustos, realizados na área de influência de hidrelétricas construídas em rios da Amazônia brasileira no período após o início da operação. Utilizamos a circunscrição brasileira por ser a que mais se destaca internacionalmente no cenário de destruição de florestas tropicais. Recuperamos cerca de 2.000 publicações e destas selecionamos aquelas que atendiam ao nosso objetivo de avaliar a composição arbórea de áreas sob influência hidrelétrica após a instalação e início de operação do empreendimento, aproveitando listas florísticas de 11 inventários (oito artigos publicados em revistas científicas, duas dissertações e um trabalho de conclusão de curso) realizados no entorno de seis Usinas Hidrelétricas (UHE) instaladas na Amazônia brasileira: UHE Balbina (rio Uatumã-AM), UHE Curuá-Una (UHE Curuá-Una- Rio PA), UHE Dardanelos (rio Aripuanã-MT), UHE Jirau (rio Madeira-RO), UHE Teles Pires (rio Teles Pires-MT) e UHE Tucuruí (rio Tocantins-PA). O número relativamente baixo de barragens incluídas no presente estudo se deve ao fato de que, infelizmente, ainda existem diversas lacunas amostrais da flora ribeirinha na área de influência das hidrelétricas nos rios da Bacia Amazônica.

Ao longo destas seis barragens, examinamos 62 locais representados pelas parcelas distribuídas pelos diferentes ecossistemas (mencionados na seção “Área de estudo”),

compreendendo uma área amostral de aproximadamente 87 ha. Apenas duas pesquisas não empregaram o método plot em suas abordagens. Trabalhamos com 6.484 registros de ocorrência associados a 89 famílias, 398 gêneros e 1.183 espécies. Seguimos a classificação taxonômica das espécies anotada nas publicações selecionadas, feita por especialistas e parataxonomistas com experiência na identificação de exemplares da flora amazônica. A identificação também foi realizada com auxílio de bibliografias apropriadas (livros e chaves dicotômicas) e comparação com exemplares previamente identificados depositados nas principais coleções amazônicas (CEN, HerbAM, INPA e Museu Paraense Emílio Goeldi). Revisamos a grafia e os nomes aceitos dos binômios de espécies na base de dados eletrônica do site REFLORA (http://floradobrasil.jbrj.gov.br/; Flora do Brasil, 2020) e TNRS (Resolução de Nomes Taxonômicos 4.1; Boyle et al. 2013).

2.3 Banco de dados ambiental

Consultamos diversas bases de dados (Cgiarcsi, EarthEnv, Envirem, FAO, Soil Grids, Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente e WorldClim) que incorporam informações de clima, solo e topografia para obter 54 variáveis ambientais (resolução espacial de 1 km) para cada local (Informações Suplementares S1). Obtivemos as coordenadas geográficas (latitude e longitude) obtidas do centro de cada local. Nosso conjunto final de dados compôs as seguintes matrizes de dados: i) florísticas, com os 6.484 registros de ocorrência das 1.183 espécies para cada um dos 62 locais; ii) ambiental, contendo 57 variáveis climáticas, edáficas e topográficas; e iii) espacial, com o georreferenciamento (latitude e longitude) dos locais.

2.4 Análise de dados

Realizamos análises multivariadas de agrupamento, ordenação e espécies indicadoras para explicar padrões de distribuição e riqueza de espécies, e geramos modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM) para estimar o grau de dependência da riqueza de árvores em variáveis ambientais compiladas.

Para responder à pergunta (1) “Como os diferentes ecossistemas da Amazônia brasileira são afetados por barragens hidrelétricas floristicamente relacionados entre si?”, investigamos as relações florísticas entre os 62 locais agrupando pares por médias não ponderadas (UPGMA) usando o índice de dissimilaridade de Simpson. Utilizamos a distância de Simpson porque forneceu o maior coeficiente cofenético e também pela vantagem de ser uma distância adequada quando a riqueza de espécies varia substancialmente entre as unidades amostrais (Baselga et al. 2007). Primeiro, construímos uma matriz florística de presença e ausência e excluímos os únicos (428 espécies registadas num único local), uma vez que estes acrescentam ruído à análise e não contribuem para a compreensão dos padrões globais da comunidade (Šmilauer e Lepš). Em seguida, aplicamos a função recluster.cons do pacote "recluster" (Dapporto et al. 2013) para gerar uma árvore de consenso com regra de 50% (padrão da função) pelo procedimento de bootstrap multiescala. Este método visa reconhecer grupos florísticos (árvore) a partir de reordenações aleatórias nas linhas da matriz (representadas pelos locais amostrais), reduzindo o viés causado por valores iguais e por zeros, pois ambos podem afetar a topologia da árvore (Dapporto et al. 2013). Aqui, após 999 randomizações, a análise produziu uma árvore composta por 22 grupos florísticos, que descreveu 90% (ver Holt et al. 2013) das informações sobre afinidade florística entre os locais. Os 22 tipos de vegetação cobriram um esforço amostral de aproximadamente 87 hectares (Tabela S2).

Condensamos as listas florísticas de cada um dos 22 grupos gerados pelo método "recluster", ou seja, a matriz florística passou a ser composta pelos grupos como unidades amostrais, e obtivemos os grupos estatisticamente significativos pelo método "pvclust" (ver Banda et. al. 2016). Listamos as espécies indicadoras em cada um desses três grupos ("IndicSpecies") com base em seus coeficientes de fidelidade, empregando a função multipatt do pacote "indicspecies" (De Cáceres e Legendre 2009). Uma vantagem desta função é a possibilidade de corrigir discrepâncias no coeficiente de fidelidade (phi) decorrentes de esforços de amostragem desiguais entre locais (Tichý e Chytrý 2006) através do argumento func = "r.g". Calculamos a significância de phi por meio de 999 permutações. Por fim, utilizamos o pacote “ggplot2” para representar graficamente o conjunto de espécies mais consistentemente associadas a cada grupo.

Com a matriz florística condensada, realizou-se a ordenação por NMDS (Non-Metric Multidimensional Scaling). Utilizamos a distância de Sorensen/Bray-Curtis (999 iterações) como alternativa à de Simpson por produzir menos tensão, indicando um melhor ajuste entre a dissimilaridade original e os resultados apresentados pelo diagrama de ordenação. Para esta análise empregamos a função metaMDS do pacote “vegano” (Oksanen et al. 2019).

Para responder à pergunta (2) “Como as variações ambientais de grande e pequena escala (relacionadas ao clima, distância do curso de água, solo e topografia) afetam a composição e a riqueza das espécies arbóreas desses ecossistemas na área de influência da seis barragens construídas em rios na Amazônia brasileira?”, empregamos análise de redundância canônica (RDA; Borcard et al. 2017) usando os dados originais dos 52 locais. Com o RDA pudemos examinar a importância dos componentes ambientais (clima, distância dos rios, topografia e solo) e espaciais nos padrões de distribuição de espécies amazônicas em ecossistemas afetados por hidrelétricas. Eliminamos 10 dos 62 locais usados em análises anteriores devido à incerteza relacionada ao tamanho da área amostral (a covariável usada em nossos modelos) (um local), porque o desenho amostral foi feito sem o uso de parcelas (um local), ou porque dados para algumas variáveis edáficas não estavam disponíveis (oito locais). Padronizamos as escalas das variáveis ambientais utilizando a função decostand do pacote “vegano” (Oksanen et al. 2019). Utilizamos a distância Sorensen/Bray-Curtis para reduzir a dimensionalidade da matriz florística em eixos PCoA (Análise de Coordenadas Principais). Ao confrontar os autovalores desses eixos com os autovalores obtidos pelo modelo nulo Broken-stick, retemos os primeiros seis eixos do PCoA para análises posteriores - os autovalores sintetizados até o sexto eixo do PCoA explicaram 54,83% da variação nos padrões florísticos. Testamos e removemos a colinearidade entre as 54 variáveis ambientais utilizando a função vifcor do pacote "usdm", adotando um limite de corte de 0,7, por ser adequado para eliminar variáveis com VIF > 10 (Borcard et al. 2017). Uma vez diagnosticada a redundância entre variáveis ambientais, 37 delas foram removidas progressivamente (Naimi et al. 2014), restando apenas 17 variáveis ambientais para as análises seguintes.

Estruturamos nossos modelos correlativos usando pontuações de PCoA (ver acima) como variável de resposta aos preditores ambientais e espaciais, descontando o efeito do

tamanho da amostra (em hectare - ha) sobre essas variáveis. Realizamos seleção direta (sensu Blanchet et al. 2008) de variáveis ambientais usando a função forward.sel do pacote "adespatial" (Dray et al. 2021). Após tal seleção, mantivemos seis dos 17 preditores (Aridez, Aspect_Eastness, Aspect_Northness, bio19, Grosso e Elevação) para nosso modelo. Adicionalmente, selecionamos progressivamente 11 filtros espaciais para compor nosso modelo espacial. “Linear Relativa” foi a matriz espacial ponderada (SWM) selecionada para compor os autovetores espaciais (MEMs - Moran's Eigenvector Maps). Esses 17 preditores (6 ambientais e 11 espaciais) foram utilizados para explicar a variação nos padrões de distribuição de espécies arbóreas em áreas afetadas por hidrelétricas.

Para modelar o componente espacial, empregamos Moran Eigenvector Maps (MEMs), que correspondem ao conjunto de filtros espaciais resultantes da decomposição linear de matrizes de conectividade (Borcar et al. 2017; Dray et al. 2006). Os MEMs estabelecem uma relação ortogonal entre os preditores (Peres-Neto et al 2006). Nossos modelos selecionaram 11 MEMs (MEM2, MEM3, MEM4, MEM5, MEM6, MEM7, MEM8, MEM9, MEM15, MEM17 e MEM20), distinguindo diferentes estruturas espaciais.

Testamos a significância dos eixos RDA utilizando o teste de Monte Carlo (Gotelli e Ellison 2011), com 999 permutações. Para fins gráficos, dividimos grupos florísticos em ecossistemas para explorar a influência de preditores ambientais e filtros espaciais nos padrões florísticos das comunidades.

Para avaliar o efeito das variáveis explicativas selecionadas (de clima, distância do curso d'água, solo e topografia) sobre a riqueza de espécies e obter o conjunto mais parcimonioso de preditores ambientais com poder explicativo relevante sobre a riqueza de espécies, utilizamos dados mistos lineares generalizados -modelos de efeitos (GLMMs). Após padronização das escalas, realizamos o mesmo tratamento para variáveis colineares do RDA. Mantivemos 17 variáveis ambientais não colineares (VIF < 10) para compor nosso modelo global, sendo cinco climáticas (Aridez, bio04, bio09, bio19 e Cloud.Cover_Max), sete pedológicas (BulkDensity, CEC, Clay, Coarse, BDRLOG, BDRICM e pH_H20), quatro topográficos (Aspect_Eastness, Aspect_Northness, Elevation andSlope) e distâncias de cursos de água. Empregamos a função lme do pacote "nlme" (Pinheiro et al. 2022), que permite a adição simultânea de efeitos fixos e aleatórios ao modelo, utilizando a área amostrada (em hectare) como fator aleatório para controlar a

provável dependência da variável resposta no esforço de coleta. Modelamos o componente espacial utilizando a função corExp (Pinheiro et al. 2022) para compor a estrutura de correlação exponencial. Por fim, foram utilizados os métodos de máxima verossimilhança ('ML') e máxima verossimilhança restrita ('REML') para estimar o ajuste do modelo final contendo as variáveis selecionadas, assim estruturado:
"y(richness) ~ watercourse distance + (climate data) + (topography data) + (soil data) + (1 | sample area), corExp(lon + lat), method = REML"

Com base neste modelo global, empregamos a função de dragagem do pacote "MuMIn" para gerar submodelos com diferentes combinações entre as variáveis ambientais (Bartoń 2022). Em seguida, selecionamos os modelos que apresentavam os menores valores de Akaike (ΔAICc - critério de informação de Akaike) e os submetemos à inferência multimodelo (Burnham et al. 2011) utilizando a função model.avg (delta < 2) do pacote "MuMIn" (Bartoń 2022) para obter os coeficientes médios das variáveis explicativas e sua significância e, por fim, comparamos os desempenhos (AICc) dos métodos 'LM' e 'REML'. Testamos e confirmamos o atendimento aos pressupostos de normalidade dos resíduos extraídos do modelo final através do teste de Shapiro-Wilk (Oksanen et al. 2019) e de homocedasticidade e linearidade através da análise gráfica dos resíduos vs. Por fim, medimos a autocorrelação espacial dos resíduos via correlogramas de Moran utilizando o pacote "pgirmess" (Giraudoux et al. 2021). O índice de Moran não indicou estrutura espacial para os resíduos para todas as classes de distância ($p > 0,05$).

As análises acima mencionadas ("recluster", "pvclust", "IndicSpecies" "NMDS", "RDA" e "GLMM") foram realizadas em ambiente R, versão 3.5.3 (R Core Team 2019), adotando um nível de significância de 5% em todos os testes estatísticos.

3. RESULTADOS

Como diferentes ecossistemas de áreas afetadas por represas hidrelétricas se relacionam floristicamente em seis rios da Amazônia brasileira?

A análise de cluster revelou três grupos. O primeiro grupo (destacado em azul) era formado por ilhas florestais margeando o rio Uatumã; o segundo grupo (destacado em vermelho) era

composto exclusivamente por matas de Igapó também associadas ao Rio Uatumã; e o terceiro grupo (destacado em verde) foi o mais heterogêneo, sendo representado pelos habitats Campinarana e pela maior parte das matas ciliares adjacentes aos seis rios (Fig. 2).

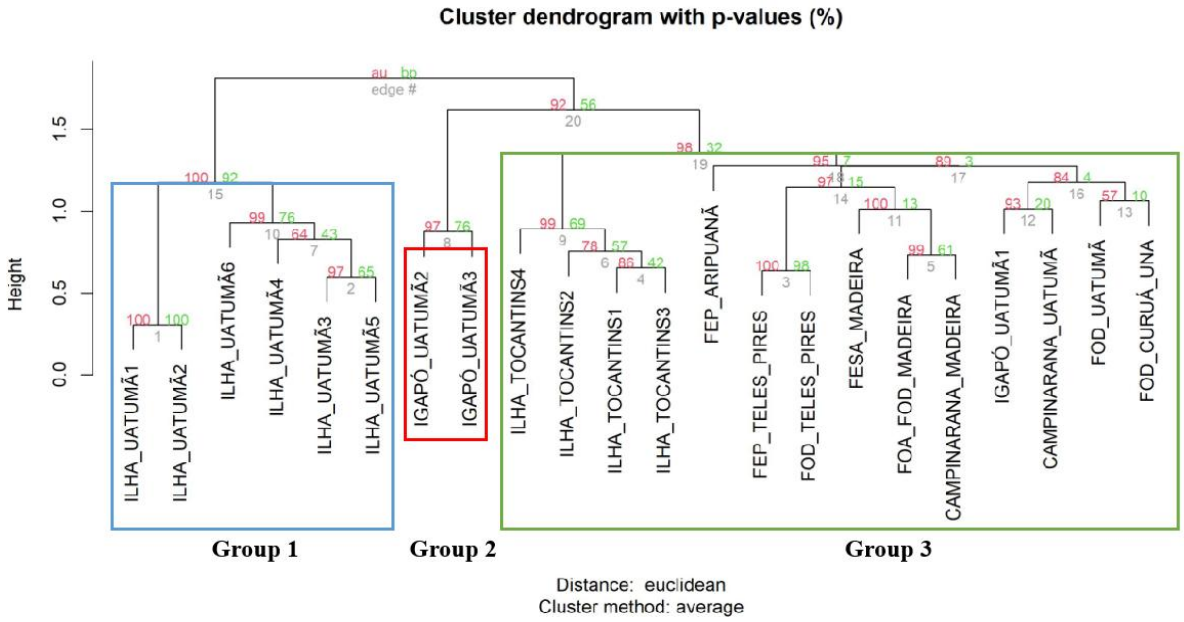


Figura 2 Dendrograma gerado pelo método 'pvclust' utilizando o algoritmo UPGMA com distância de Simpson, mostrando as ilhas do Uatumã (destacadas em azul), florestas de Igapó (destacadas em vermelho) e Mistas (destacadas em verde), na área de influência do hidrelétricas construídas em seis rios da Amazônia brasileira. Os números em vermelho (au – aproximadamente imparcial) representam os valores de suporte, com os grupos mais bem apoiados apresentando au > 95% (Suzuki e Shimodaira, 2006), e os números em verde representam os valores de bootstrap (bp). FEP = Floresta Estacional Perenifólia, FESA = Floresta Estacional Aluvial Semidecidual, FOA = Floresta Ombrófila Aberta, FOD = Floresta Ombrófila Densa, Igapó = Floresta Igapó. Rios Amazonas = Aripuanã, Curuá-Una, Madeira, Teles Pires, Tocantins e Uatumã

Encontramos 70 espécies indicadoras para os três grupos florísticos formados na classificação hierárquica (ver Fig. 3). As ilhas do Uatumã (grupo 1) concentraram o maior número (54), destacando-se *Sorocea muriculata*, *Annona foetida*, *Duguetia surinamensis*, *Licania impressa*, *Myrcia minutiflora* e *Xylopia calophylla* (stat = 0,8 a 0,9; p < 0,01). As florestas de Igapó (grupo 2) apresentaram 12 espécies indicadoras, sendo as principais *Burdachia sphaerocarpa*, *Erisma calcaratum*, *Eschweilera tenuifolia*, *Hevea spruceana*, *Homalium racemosum* e *Hydrochorea marginata* (stat = 1; p < 0,01). Por fim, para o terceiro grupo (mais heterogêneo) foram notadas quatro espécies indicadoras: *Theobroma speciosum*, *Bertholletia excelsa*, *Dialium guianense* e *Protium altissimum* (stat = 0,7 a 0,8;

p < 0,01). A Figura 3 resume as espécies mais representativas em cada grupo com base no valor estatístico. Para obter detalhes adicionais sobre a lista que contém as espécies indicadoras (70), consulte informações de apoio (Tabela S3).

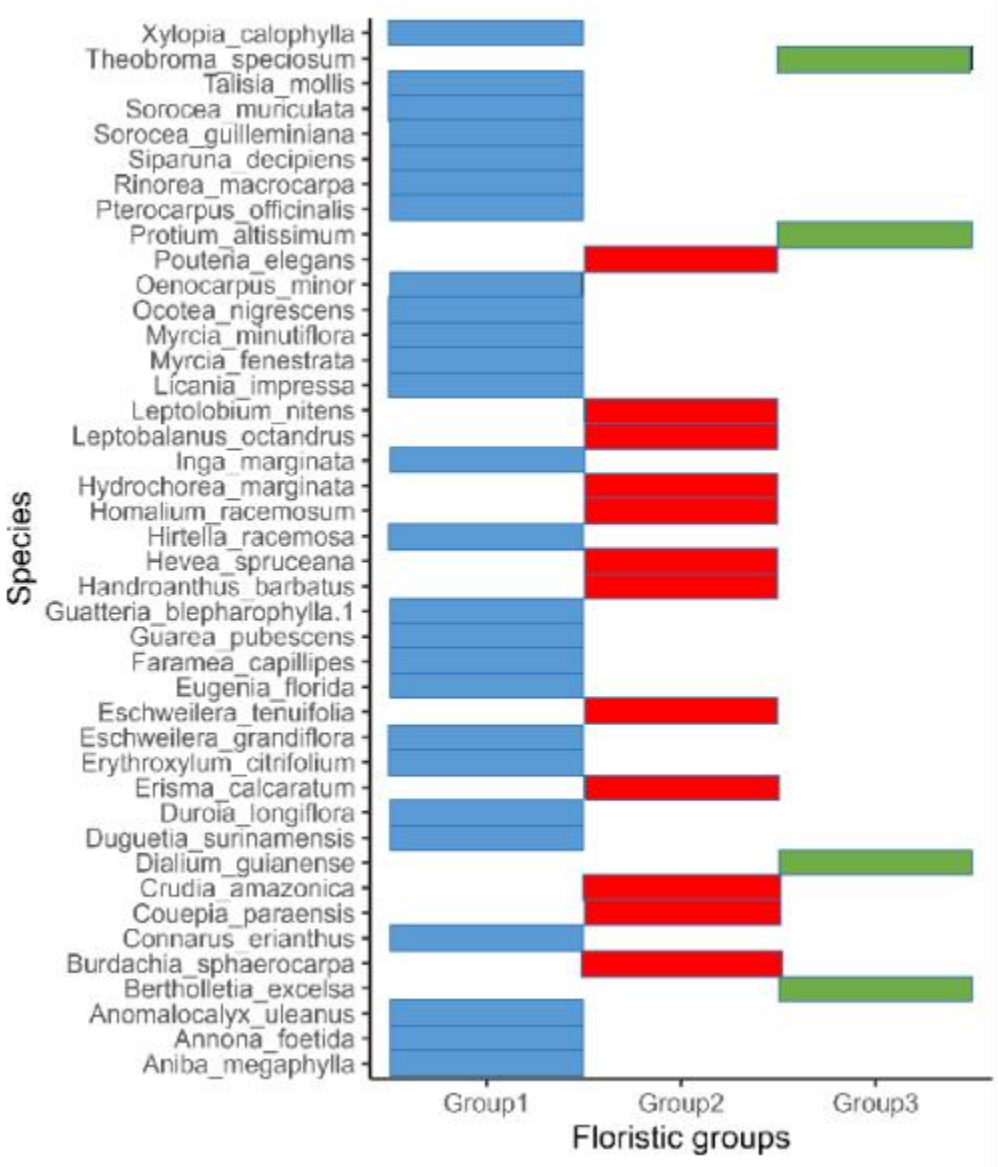


Fig. 3 Principais espécies indicadoras (stat ≥ 0,7) e sua distribuição ao longo dos grupos florísticos 1 (Ilhas Uatumã), 2 (Florestas de Igapó) e 3 (mista)

O NMDS produziu uma solução bidimensional com tensão de 0,167, indicando uma boa representação para padrões gerais de distribuição de espécies (Mccune e Grace 2002). O primeiro eixo do diagrama indicava a separação das ilhas do Uatumã do gradiente altitudinal formado pela Floresta Igapó, Campinarana, floresta contínua de terra firme e

Ilhas Florestais. O segundo eixo mostrou a separação de duas das três áreas de igapó do Uatumã (parte alta) e das quatro ilhas do Tocantins (parte baixa) de outros ecossistemas (Fig. 4).

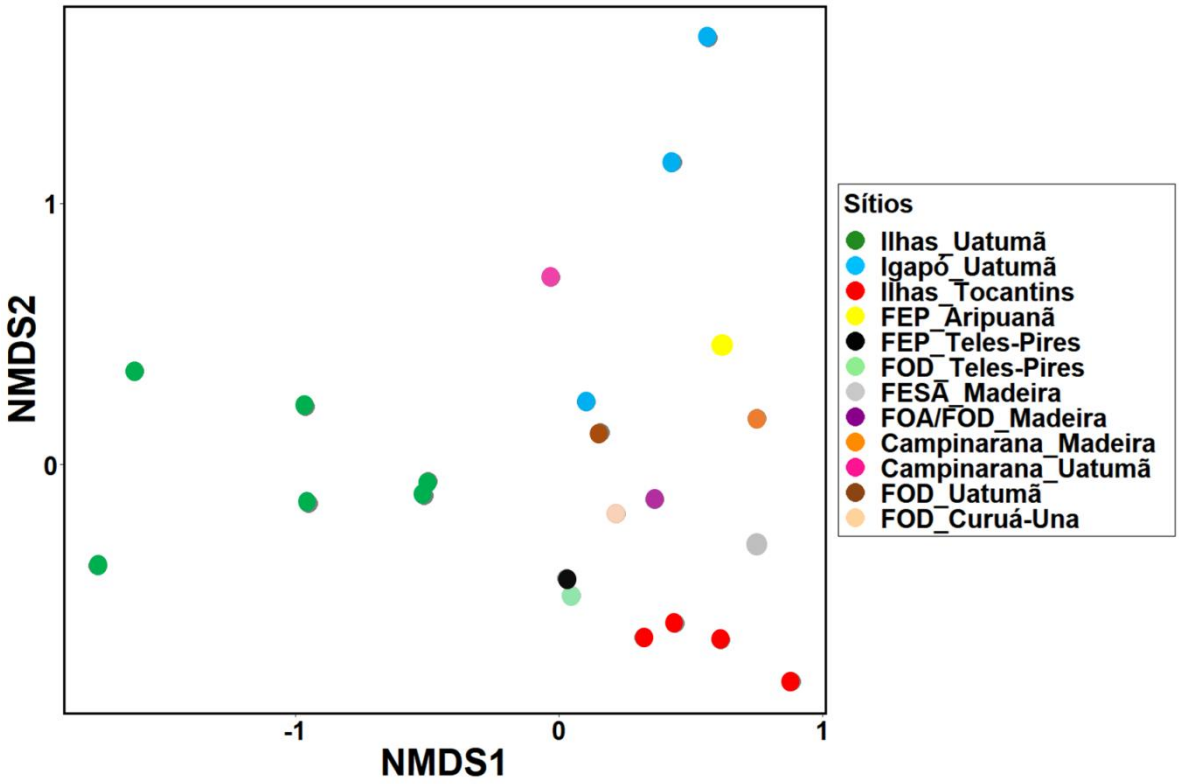


Figura 4. Gráfico de ordenação produzido pelo Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS - Sorensen/BrayCurtis) para os sítios dispostos na área de influência de represas hidrelétricas construídas em seis rios da Amazônia brasileira em um espaço bidimensional (estresse = 0,167). Os pontos representam cada ecossistema

Como variações ambientais de grandes e pequenas escalas relacionadas ao clima, distância do curso hídrico e a fatores edáficos e topográficos afetam a composição e riqueza arbórea em diferentes ecossistemas na área de influência de barragens construídas em rios da Amazônia brasileira?

O teste de Monte-Carlo indicou associação significativa entre os preditores ambientais e espaciais e os escores do eixo RDA ($p < 0,01$). A RDA ambiental-espacial que considerou a ação síncrona das variáveis ambientais e dos filtros espaciais, descontando o efeito do

tamanho da amostra, reteve para o primeiro e segundo eixos uma explicação significativa da variação florística (Fig. 5).

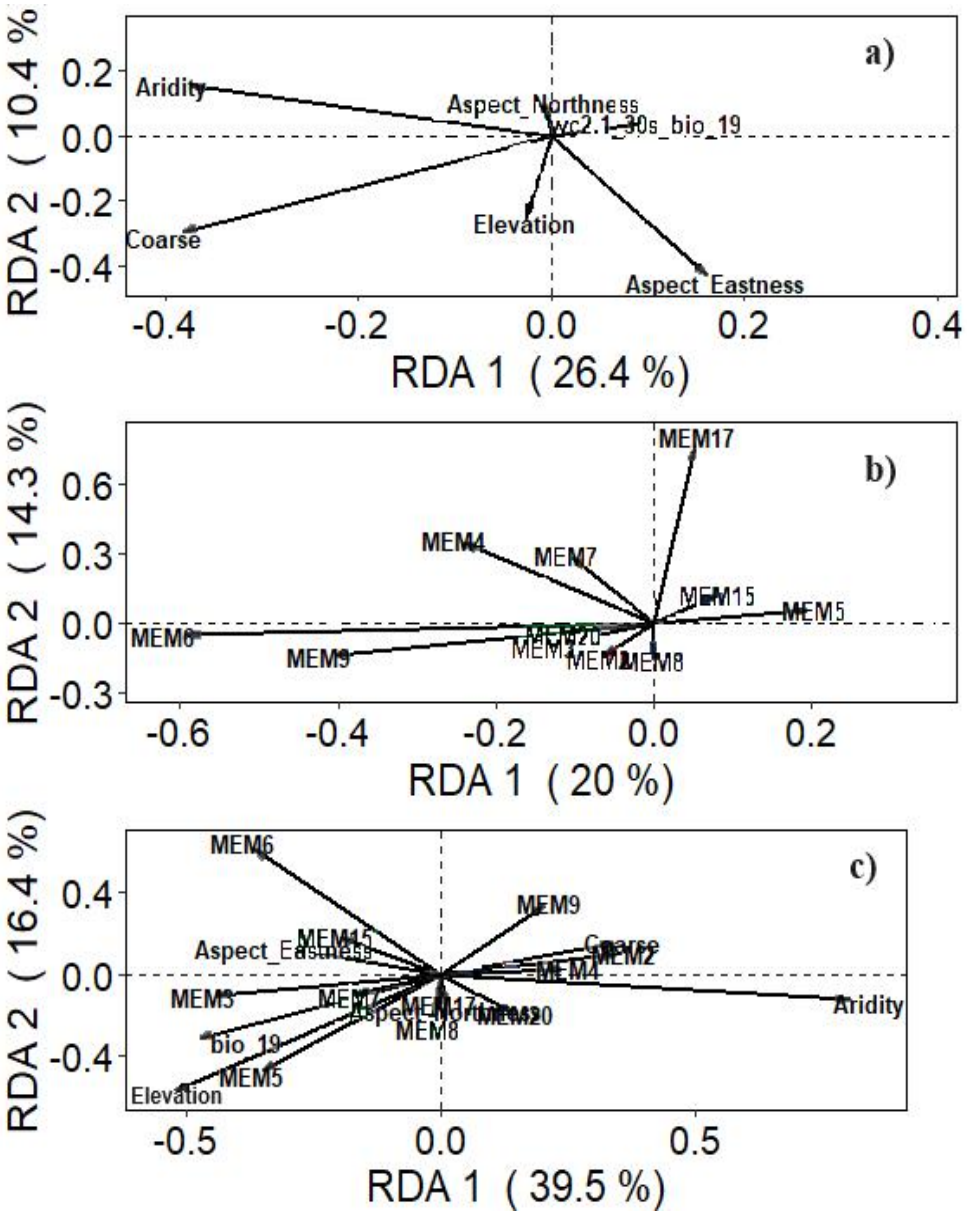


Figura 5 Diagrama RDA contendo: (a) preditores ambientais, (b) filtros espaciais (MEMs) e (c) preditores ambientais + filtros espaciais para localidades dispostas na área de influência de hidrelétricas construídas na Amazônia brasileira. RDA ambiental-espacial: primeiro eixo (F = 83,50; p = 0,001), segundo eixo (F = 30,83; p = 0,001)

As variáveis ambientais Aridez e Elevação apresentaram correlação muito fortemente positiva e fortemente negativa, respectivamente, com o primeiro eixo da RDA ambiental-espacial. Da mesma forma, um dos filtros espaciais (MEM6) apresentou

correlação fortemente positiva com o segundo eixo desta RDA. A Tabela 1 apresenta os resultados da correlação entre os eixos dos RDAs e os preditores selecionados.

Tabela 1 Coeficiente de correlação entre os escores dos eixos RDA e os preditores selecionados pelo modelo composto por variáveis ambientais e filtros espaciais para explicar a variação da composição florística arbórea entre locais dispostos na área de influência de hidrelétricas construídas em seis rios no Amazônia Brasileira. Env: ambiental; Spa: espacial

Variáveis	RDA-ambiental (eixo 1)	RDA-ambiental (eixo 2)	RDA-espacial (eixo 1)	RDA-espacial (eixo 2)	RDA ambiental-espacial (eixo 1)	RDA ambiental-espacial (eixo 2)
Aridity	-0.397	-0.089	-	-	0.948	-0.125
Aspect_Eastness	0.085	-0.551	-	-	-0.226	0.134
Aspect_Northness	0.005	0.338	-	-	-0.048	-0.172
*Bio*_19	0.080	-0.024	-	-	-0.235	-0.244
Coarse	-0.405	-0.191	-	-	0.511	0.179
Elevation	-0.012	0.166	-	-	-0.635	-0.575
MEM2	-	-	0.252	0.058	0.389	0.092
MEM3	-	-	-0.024	-0.038	-0.500	-0.101
MEM4	-	-	0.447	-0.366	0.242	0.018
MEM5	-	-	0.060	0.049	-0.446	-0.473
MEM6	-	-	0.167	-0.021	-0.282	0.644
MEM7	-	-	0.009	-0.375	-0.061	-0.072
MEM8	-	-	0.228	0.199	0.172	-0.202
MEM9	-	-	0.399	-0.116	0.066	0.302
MEM15	-	-	-0.546	-0.220	-0.213	0.174
MEM17	-	-	-0.123	-0.615	-0.008	-0.135
MEM20	-	-	0.119	0.092	0.137	-0.185

*0> r <0,29 = correlação nula ou desprezível; 0,30> r <0,49 = baixa correlação; 0,50> r <0,69 = correlação moderada; 0,70> r <0,89 = alta correlação; 0,90> r <1,00 = correlação muito alta (Asuero et al., 2006).

Considerando a média dos melhores modelos (delta < 2) produzidos para explicar a variação na riqueza de espécies, o modelo gerado pelo método 'REML' apresentou AICc

variando entre 466,07 e 468,03, significativamente melhor que o modelo médio produzido pelo método 'ML' , cujo valor de AICc variou entre 524,89 e 526,87. A riqueza de espécies arbóreas em áreas afetadas por hidrelétricas na Bacia Amazônica é controlada pelas características edáficas e topográficas locais (Tabela 2), especialmente pela elevação do terreno (Fig. 6). Assim, os locais diferiram em número de espécies com base na Tabela 2.

Tabela 2 Importância hierárquica segundo valores Z dos preditores ambientais da variação da riqueza de espécies arbóreas para locais localizados na área de influência de hidrelétricas construídas em seis rios da Amazônia brasileira. Incluímos também a estimação dos coeficientes do modelo, com respectivos Erro Padrão, Erro Padrão Ajustado (EP Ajustado), fator de inflação da variância (VIF) e valor p para a significância dos valores Z. Em negrito, valores de p significativos (≤0,05). BDRLOG: probabilidade de ocorrência do horizonte R; BDRICM: profundidade até o leito rochoso (horizonte R) até 200 cm

Variáveis	Estimativa	Erro Padrão (EP)	EP Ajustado	VIF	Z-valor	P-valor
Elevation	31,598	9,281	9,804	4,270	3,223	**0,001**
Slope	-18,580	5,797	6,118	2,010	3,037	**0,002**
BDRICM	-12,114	4,044	4,273	1,488	2,835	**0,004**
Aspect_Eastness	-11,846	4,482	4,731	1,427	2,504	**0,012**
Aspect_Northness	-9,976	4,391	4,641	1,644	2,150	**0,031**
pH_H20	-14,863	6,839	7,210	4,299	2,061	**0,039**
Coarse	13,590	6,353	6,705	3,203	2,027	**0,042**
Bio04	15,198	8,305	8,743	3,441	1,738	0,082
BDRLOG	-14,835	8,241	8,686	5,659	1,708	0,087
Aridity	19,513	10,879	11,462	6,494	1,702	0,088
Bio19	14,641	9,279	9,803	4,646	1,493	0,135
Bio09	-10,952	8,047	8,505	5,380	1,288	0,197
BulkDensity	-8,768	7,059	7,422	4,207	1,181	0,237
Cloud.Cover_Max	-6,576	6,665	6,990	3,899	0,941	0,346

CEC	2,967	5,493	5,755	3,084	0,516	0,606
Dist_drenagem	0,862	6,013	6,355	2.552	0,136	0,892
Clay	0,426	3,101	3,273	2.634	0,130	0,896

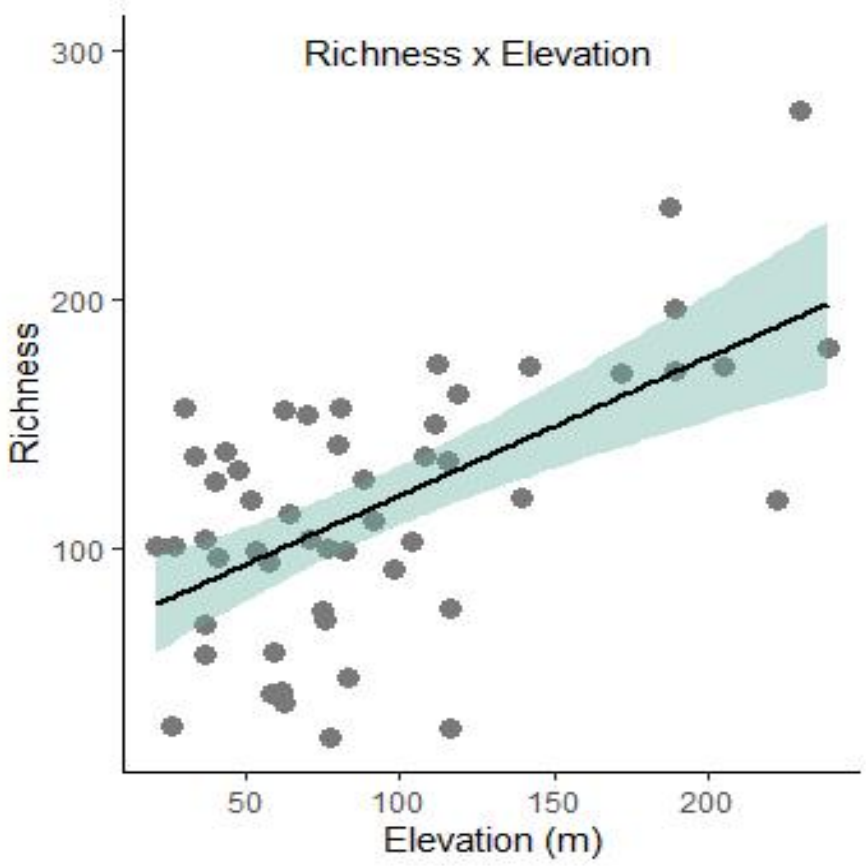


Fig. 6 Variação da riqueza em função da elevação do terreno em áreas sob influência hidrelétrica em rios da Bacia Amazônica.

4. DISCUSSÃO

Como diferentes ecossistemas de áreas afetadas por represas hidrelétricas se relacionam floristicamente em seis rios da Amazônia brasileira?

Descobrimos que a variação florística entre os diferentes ecossistemas da Bacia Amazônica afetados por hidrelétricas é condicionada pela ação sinérgica de preditores

ambientais e filtros espaciais. Nossa hipótese de que existe um padrão de heterogeneidade florística mesmo entre ecossistemas análogos foi confirmada porque, em geral, locais geograficamente mais próximos eram mais semelhantes no que diz respeito à composição de espécies arbóreas, conforme destacado nas análises de agrupamento e ordenação. Fatores ambientais locais tendem a ser mais relevantes no processo de formação de comunidades arbóreas, principalmente em áreas afetadas por hidrelétricas, pois criam lagos artificiais e alteram o fluxo natural do rio, promovendo oscilação na profundidade do lençol freático, o que representa um forte filtro ambiental para espécies arbóreas intolerantes às condições anóxicas impostas pelas inundações sazonais (Junk 1984; Fearnside 2019; Resende et al. 2019; Schöngart et al. 2021).

Notamos também que a topografia contribuiu para a distinção florística especialmente entre as ilhas de vegetação e as Matas de Igapó, que ocupam os extremos opostos do gradiente. O processo de insularização induzido pelas barragens, como ocorreu nos rios Tocantins e Uatumã, promove a fragmentação do habitat, afetando a biodiversidade, a composição e a estabilidade das comunidades naturais, efeitos que podem ser ainda maximizados pelo grau de isolamento das ilhas (Benchimol e Perez 2015; Jones e outros 2017, 2019). As florestas de igapó apresentam uma composição florística particular devido ao filtro produzido pelas enchentes sazonais e à mortalidade massiva de árvores resultante de eventuais incêndios causados por acúmulo de material combustível principalmente no período de seca (Lobo et al. 2019; Schöngart et al. 2021) . Estes ecossistemas estão ainda mais expostos ao “efeito sanduíche”, caracterizado pela supressão da fase aquática em altitudes mais elevadas e perda da fase terrestre em altitudes mais baixas (Wittmann et al. 2019). Assim, os extremos hidroclimáticos configuram os principais impulsionadores de perturbações e alterações florísticas em grande escala nas Florestas de Igapó (Neves et al. 2019). Isto provavelmente contribuiu para o isolamento das Florestas de Igapó de outros ecossistemas observados no presente estudo.

Como variações ambientais de grandes e pequenas escalas afetam a composição arbórea em diferentes ecossistemas de áreas influenciadas por barragens na Amazônia brasileira?

O padrão de distribuição das espécies nas áreas afetadas por hidrelétricas é resultado da ação sinérgica de filtros espaciais e variáveis ambientais que juntos acrescentaram uma explicação de 39% ao eixo principal da RDA ambiental-espacial. Os fatores ambientais mais relevantes para descrever o padrão de composição florística dos ecossistemas foram aridez (Aridez), elevação (Elevation), orientação da encosta leste (Aspect_Eastness), orientação da encosta norte (Aspect_Northness), presença de fragmentos grosseiros no solo (Grosseiro) e precipitação do bairro mais frio (bio19).

A orientação da encosta leste (Aspect_Eastness) foi o preditor ambiental mais importante para a distinção florística das florestas associadas às Ilhas Tocantins e ao Rio Madeira. A disponibilidade de água e luz difere de acordo com as características topográficas locais, de modo que a intensa exposição à insolação afecta negativamente o armazenamento de água no solo devido à maior procura evaporativa (Galicia et al. 1999). Esta condição pode dificultar o crescimento e causar a morte de árvores devido à escassez de água (Kariuki et al. 2006; Kübler et al. 2016).

Para as florestas do rio Teles Pires (FEP e FOD; ver siglas na legenda da Figura 2), a precipitação do bairro mais frio (bio19) e a elevação determinaram a separação florística dos locais. Anomalias climáticas decorrentes de reduções substanciais na precipitação e extremos de temperatura são frequentes na região do rio Teles Pires, extremo sul da Amazônia (Li et al. 2018). A precipitação no bairro mais frio de Teles Pires (entre Junho e Agosto) é geralmente muito baixa, inferior a 46,5 mm, o que pode resultar dos efeitos subjacentes ao fenómeno climático El Niño, responsável pelo deslocamento da intensa massa de ar húmido para o norte da Amazônia (Good et al. 2008; McLaughlin et al. 2017; Cai et al. 2020). As plantas na orla sul da Amazônia experimentam uma condição de estresse hídrico causado por secas drásticas, de modo que os efeitos combinados de precipitações mínimas, alta radiação solar e baixa umidade do ar, especialmente produzidos durante meses de seca severa, impulsionam esse déficit e potencializam as perdas de água por evapotranspiração (Harper e outros 2014). Aliado a isso, levantamos a possibilidade de sérios desequilíbrios futuros para os ecossistemas do Rio Teles Pires por se tratar de uma região fortemente ameaçada pelo desmatamento e pelas mudanças climáticas (Michalski et al. 2007; Davidson et al. 2012; Marengo et al. 2022). Esses distúrbios podem ser ainda mais intensificados por outra usina hidrelétrica em operação (a UHE São Manoel), tornando

Teles Pires uma região altamente vulnerável. Esta ameaça estende-se a outro rio da bacia, o Rio Madeira. Assim como acontece com Teles Pires, o Rio Madeira é interrompido por duas usinas hidrelétricas em operação, a UHE Jirau e a UHE Santo Antônio, e os efeitos da elevação sazonal e permanente do nível do rio têm comprometido a integridade da vegetação ciliar adjacente (Moser et al. 2014).

A altitude foi outro fator importante na distinção florística das florestas de Teles Pires. Vários estudos relataram que a variação na composição de espécies em áreas influenciadas pela energia hidrelétrica segue o gradiente topográfico (Guimarães et al. 2021; Lobo 2019; Zheng et al. 2021) porque, devido à filtragem ambiental, a inundação regulada por barragens simplifica as assembleias de comunidades de plantas ribeirinhas (Zheng et al. 2021).

Para as ilhas do Uatumã, duas variáveis ambientais (aridez - Aridez e fragmentos grosseiros - Grosso) determinaram a dissimilaridade florística dos locais. As previsões climáticas indicam um declínio de 0,14 mm/dia na precipitação até o final do século 21 para algumas regiões da Amazônia (Franchito et al. 2014). Além disso, prevê-se que a Bacia Amazônica experimente um aumento de temperatura de mais de 3,6 °C, especialmente durante os meses secos (entre junho e agosto) (Malhi et al. 2009; Fu et al. 2013; Boisier et al. 2015; Erfanian et al. 2017). Como resultado, os modelos climáticos projetam um aumento na aridez de 23,9% a 36,9% sobre a Amazônia até o final do século 21, conforme previsto pelo índice do PNUMA, e de 3,1% a 13,9%, de acordo com as previsões do índice Budyko (Franchito et al. 2014; Fernandez et al. 2019). Como resultado, assumimos que as ilhas Balbina são vulneráveis ao processo de savanização, ou seja, substituição de parte da floresta nativa por áreas de savana (Malhi et al. 2009; Franchito et al. 2014; Fernandez et al. 2019).

A fração mineral de solos muito jovens é geralmente dominada por partículas grosseiras mal alteradas que reduzem a fertilidade e tornam os solos alcalinos (Junk 1984; Quesada et al. 2010). Em áreas de declive acentuado como as ilhas do Uatumã, a zona de intemperismo, representada pelo material de origem, estabelece-se próximo à superfície, ampliando as chances de erosão do solo (Junk 1984). Sugerimos que as áreas de esgotamento das Ilhas do Rio Uatumã estão associadas a solos muito jovens, fortemente suscetíveis à erosão e/ou submetidos a rigorosos processos erosivos regulados pela variação

do regime hidrológico e perda de cobertura vegetal devido à mortalidade de árvores, conforme observado em outros estudos (Bechimol e Perez 2015; Resende et al. 2019).

A variação na riqueza de espécies arbóreas em áreas afetadas por usinas hidrelétricas na Bacia Amazônica parece ser moldada por características edáficas e topográficas locais, especialmente pela orientação da encosta leste, elevação e pH, de modo que conglomerados de espécies são previstos em trechos mais elevados e expostos à insolação onde o pH do solo é relativamente baixo. Além disso, as nossas observações relatam que a inclinação do terreno tem um efeito negativo na riqueza das árvores porque as áreas mais íngremes eram presumivelmente menos ricas (Inclinação). Outro achado relevante é a aptidão provavelmente adquirida pelas plantas para prosperar em solos mais rasos intercalados com rochas, que creditamos às regiões montanhosas devido à influência negativa da profundidade até o leito rochoso (BDRICM) e ao efeito positivo da presença de fragmentos grosseiros (*Coarse*) na riqueza de árvores (Tabela 2).

Embora notável, o esforço de coleta (~87 ha) contemplou menos de 20% da riqueza total de árvores estimada para a Floresta Amazônica (Cardoso et al. 2017; Oliveira-Filho et al. 2021) e isso provavelmente se deve a variações na condições ambientais locais, por se tratarem de áreas altamente ameaçadas pelo processo de fragmentação induzido pelas enchentes. O rio Uatumã abarcou cerca de 50% das espécies catalogadas neste estudo. Essa vantagem possivelmente reflete o esforço amostral notavelmente concentrado no eixo Manaus-Balbina, aliado ao fato de ser uma área protegida pela Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (Benchimol e Peres 2015; Targhetta et al. 2015; Jones et al. 2019; Neves et al. 2019; Lobo et al. 2019).

A topografia contribuiu substancialmente para o padrão de riqueza encontrado, com áreas mais altas e ilhas aparentemente constituindo importantes centros de biodiversidade que deveriam ser preservados em toda a área de influência das barragens, pois fornecem refúgio para a colonização, oferecendo uma alternativa para as espécies superarem o desafio da inundação (Jones et al. 2019; Benchimol e Perez 2015; Zheng et al. 2021). Quando expostas a este filtro ambiental, as comunidades vegetais apresentam uma riqueza reduzida devido à mortalidade das árvores (Ceschin et al. 2015; Resende et al. 2019; Neiff et al. 2020). A nossa hipótese de que as áreas mais altas e mais distantes da fonte de drenagem principal são notavelmente mais ricas em espécies arbóreas foi parcialmente

confirmada, uma vez que a distância ao curso de água não foi um importante preditor de riqueza, ao contrário de estudos feitos em escalas mais restritas (Guimarães et al. 2021). Atribuímos isso à presença de serras, ~250 m de altitude, com expressiva riqueza arbórea, próximas à área de descarga a montante e a jusante das barragens.

Através dos preditores selecionados pelo modelo e das particularidades relacionadas às usinas de barragens descritas nas publicações, sugerimos que quando são forçadas a colonizar as altitudes mais elevadas buscando refúgio contra as condições anóxicas impostas pelo filtro de inundação, as plantas precisam atravessar a barreira de encosta e, ao atingirem altitudes mais elevadas, lidam com a rochosidade típica de solos mais rasos e o baixo pH característico da região amazônica (Quesada et al. 2010; Buscardo et al. 2016). Paralelamente, ao atingir o "topo", as plantas ciliares são favorecidas pela exposição à luminosidade. A elevação, portanto, constitui um preditor chave da riqueza de árvores nos rios represados da Bacia Amazônica brasileira.

A topografia, a hidrologia e os fatores edáficos compõem uma paisagem complexa e criam habitats distintos para as plantas ao longo do gradiente (Assahira et al., 2017; Fan et al., 2011). Chamamos a atenção para a necessidade de monitoramento as cerca de 360 espécies sobreviventes aqui registradas, especialmente nas áreas a montante que se espalham por uma faixa de aproximadamente 25 a 92 m da margem. Elas ocupam a desprestigiada posição de testemunhas ameaçadas da flora local devido ao avanço do curso principal dos rios resultante dos processos de descarga e recarga das barragens. Devido às variações do regime hidrológico do solo, as espécies encontram condições mais vantajosas em áreas de maior altitude para superar as inundações; como resultado, as colinas constituem potenciais centros de biodiversidade arbórea e prováveis refúgios contra inundações.

Ao avaliar o efeito das cheias na diversidade, confirmamos que as áreas em altitudes mais elevadas eram certamente as mais ricas em espécies arbóreas. Por exemplo, a parcela Tel_FOD2, adjacente ao rio Teles Pires, apresentou a maior riqueza com 276 espécies e a segunda maior elevação com 230 m. Por outro lado, a parcela Bal_FV_Ilha7, pertencente ao rio Uatumã, apresentou riqueza 11 vezes menor em relação à Tel_FOD2, com 24 espécies e altitude cerca de três vezes menor (~78 m), condição semelhante à da parcela Bal_FI_Baixo , com 29 espécies e altitude de 26 m. Admitimos que esta variação na

riqueza é algo esperado porque se trata de ecossistemas diferentes; entretanto, em geral, as parcelas do rio Teles Pires eram mais diversificadas porque estão estabelecidas em áreas mais altas e as parcelas do rio Uatumã eram menos diversificadas porque ocupavam terrenos mais baixos, confirmando as observações de que a riqueza de espécies é uma consequência da elevação do solo (Lobo et al. 2019; Guimarães et al. 2021). Dado que as plantas são obrigadas a migrar para altitudes mais elevadas devido à filtragem ambiental promovida pelas inundações, destacamos a necessidade de realizar estudos complementares que ajudem a prever o potencial risco de perda de espécies em ambientes montanhosos, considerados vulneráveis às alterações climáticas, à desflorestação, à instabilidade geológica e erosão do solo.

A composição e a riqueza das espécies arbóreas são fortemente previstas pelos gradientes edáficos e topográficos, especialmente pela elevação e declividade do terreno, além das características hidrológicas intrínsecas das barragens. Embora sejam cruciais para a sobrevivência e, segundo nossas evidências, sirvam como reservatórios de espécies que devem ser preservadas ao longo dos rios, morros e encostas estão expostos ao desmatamento, à instabilidade geológica e à erosão do solo, sendo necessária a realização de estudos complementares que ajudem a prever o risco potencial de perda de espécies nesses ambientes.

A integridade e o funcionamento dos ecossistemas da Bacia Amazônica estão altamente ameaçados por um número crescente de usinas hidrelétricas. Recomendamos que se evitem a instalação de barragens em planícies extensas e de baixa altitude, a fim de reduzir a morte de espécies. Portanto, as estratégias de mitigação de impactos devem priorizar as particularidades de cada habitat, individualmente.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os ecossistemas da bacia Amazônica afetados por represas hidrelétricas são heterogêneos, e tais diferenças são controladas principalmente pelas variáveis de velocidade máxima do vento para as ilhas do Tocantins, precipitação do trimestre mais frio e elevação para as florestas do Teles Pires, e atributos edáficos (*BDRLOG* e *Coarse*) para as ilhas do Uatumã. Quando avaliamos a influência de preditores ambientais e filtros espaciais,

separadamente, as distinções são ligeiramente mais pronunciadas para as Florestas de Igapó do Uatumã. Entretanto, quando avaliamos a ação sinérgica desses elementos, as dissimilaridades florísticas são mais marcantes para as florestas de Teles Pires.

A composição e riqueza de espécies de árvores são fortemente previstas pelos gradientes edáficos e topográficos, especialmente elevação e inclinação do terreno, além das características hidrológicas intrínsecas das barragens. Sugerimos que se evite a instalação de barragens próximo a zonas de planície extensa, de baixa altitude, a fim de reduzir a mortandade de espécies intolerantes ao estresse causado pela inundação.

Uma vez que as plantas são forçadas a migrar para os morros (áreas mais altas) devido à filtragem ambiental da inundação, elas são expostas à insolação intensa. Ambientes montanhosos são considerados vulneráveis às mudanças climáticas, desflorestamento, instabilidade geológica e erosão do solo, o que reforça a necessidade de realização de estudos complementares que ajudem a prever o potencial risco de perda de espécies nesses ambientes, tendo em vista o aquecimento global em curso. Somado às mudanças climáticas, o barramento de rios altera a profundidade do lençol freático, dificultando o acesso das raízes das plantas à umidade do solo. Essa escassez hídrica pode causar falhas hidráulicas especialmente nas plantas da região do rio Teles Pires, intensificando a mortalidade de árvores.

A integridade e o funcionamento dos ecossistemas da Bacia Amazônica estão altamente ameaçados por um número crescente de usinas hidrelétricas. Assim, estratégias governamentais visando à redução de impactos devem priorizar as particularidades de cada ecossistema afetado pelo reservatório, individualmente. Adicionalmente, sugerimos que seja dada atenção especial às fontes alternativas de energia solar e eólica.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abrahams C (2008) Climate change and lakeshore conservation: a model and review of management techniques. Hydrologia 613:33-43. https://doi.org/10.1007/s10750-008-9470-5

Amatulli G, Domisch S, Tuanmu MN, Parmentier B, Ranipeta A, Malczyk J, Jetz W (2018) A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling. Scientific Data 5:180040. https://doi.org/10.1038/sdata.2018.40

Assahira C, Piedade MTF, Trumbore SE, Wittman T, Cintra BBL, Batista ES, Resende AF, Schöngart J (2017) Tree mortality of a flood-adapted species in response of hydrographic changes caused by an Amazonian river dam. Forest Ecology and Manag 396:113–123. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.016

Asuero AG, Sayago A, González AG (2006) The Correlation Coefficient: An Overview. Critical Reviews in Analytical Chemistry 36:41-59. http://dx.doi.org/10.1080/10408340500526766

Banda KR, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado D, Pullan M, Quintana C, Riina R, Rodríguez-MG, Weintritt J, Acevedo-Rodríguez P, Adarve J, Álvarez E, Aranguren-BA, Arteaga JC, Aymard G, Castaño A, Ceballos-Mago N, Cogollo A, Cuadros H, Delgado F, Devia W, Dueñas H, Fajardo L, Fernández Á, Fernández MÁ, Franklin J, Freid EH, Galetti LA, Gonto R, González-MR, Graveson R, Helmer EH, Idárraga A, López R, Marcano-Veja H, Martínez OG, Maturo HM, McDonald M, McLaren K, Melo O, Mijares F, Mogni V, Molina D, Moreno NP, Nassar JM, Neves DM, Oakley LJ, Oatham M, Olvera-Luna AR, Pezzini FF, Dominguez OJR, Ríos ME, Rivera O, Rodríguez N, Rojas A, Särkinen T, Sánchez R, Smith M, Vargas C, Villanueva B, Bartlett MK, Zhang Y, Yang J, Kreidler N, Sun SW, Lin L, Hu YW, Cao KF, Sack L (2016) Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: resolving spatial signatures for multiple processes. Ecological Society of America 97:503–514. https://doi.org/10.1890/15-0468.1

Bartoń K (2022) R Package "MuMIn".

Baselga A, Jiménez-Valverde A, Niccolini G (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. Biol Lett 3:642–645. https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0449

Benchimol M, Peres CA (2015) Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. Journal of Ecology 103:408–420. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12371.

Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Forward Selection of Explanatory Variables. Ecology 89:2623–2632. https://doi.org/10.1890/07-0986.1

Boisier JP, Ciais P, Ducharne A, Guimberteau M (2015) Projected strengthening of Amazonian dry season by constrained climate model simulations. Nature Climate Change 5:656-660. https://doi.org/10.1038/nclimate2658

Borcard D, Gillet F, Legendre P (2017) Numerical Ecology With R. Springer New York Dordrecht London Heidelberg. ISBN 978-1-4419-7975-9. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6

Boyle B, Hopkins N, Lu Z, Garay JAR, Mozzherin D, Rees T, Matasci N, Narro ML, Piel WH, Mckay SJ, Lowry S, Freeland C, Peet RK, Enquist BJ (2013) The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. BMC Bioinformatics 14:1-15. https://doi.org/10.1186/1471-2105-14-16

Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP (2011) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. Behavioral Ecology and Sociobiology 65:23-35. https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6

Buscardo E, Nardoto G, Luizão F, Piedade MTF, Schöngart J, Wittmann F, Doughty CE, Quesada CA, Nagy L (2016) The Biogeochemistry of the Main Forest Vegetation Types in Amazonia. Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin, Chapter 11. Ecological Studies 227. https://doi.org/10.1007/978-3-662-49902-3_11

Cai W, McPhaden MJ, Grimm AM, Rodrigues RR, Taschetto AS, Garreaud RD, Dewitte B, Poveda G, Ham YG, Santoso ANB, Anderson W, Wang G, Geng T, Jo HS, Marengo JA, Alves LM, Osman M, Li S, Wu L, Karamperidou C, Takahashi K, Vera C (2020) Climate impacts of the El Niño–Southern Oscillation on South America. Nature Reviews - Earth & Environment 1:215-231. https://doi.org/10.1038/s43017-020-0040-3

Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, Amorim AM, Bittrich V, Celis M, Daly DC, Fiaschi P, Funk VA, Giacomin LL, Goldenberg R, Heiden G, Iganci J, Kelloff CL, Knapp S, Lima HC, Machado AFP, Santos RM, Mello-Silva R, Michelangeli FA, Mitchell J, Moonlight P, Moraes PLR, Mori SA, Nunes TS, Pennington TD, Pirani JR, Prance GT, Queiroz LP, Rapini A, Riina R, Rincon CAV, Roque N, Shimizu G, Sobral M, Stehmann JR, Stevens WD, Taylor CM, Trovó M, Van Der Berg C, Van Der Weff H, Viana PL, Zartman CE, Forzza RC (2017) Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. PNAS 114:10695–10700. https://doi..org/cgi/doi/10.1073/pnas.1706756114

Ceschin S, Tombolini I, Abati S, Zuccarello V (2015) The effect of river damming on vegetation: is it always unfavourable? A case study from the River Tiber (Italy). Environ Monit Assess 187:1-12. https://doi.org/10.1007/s10661-015-4521-7

Chen G, Powers RP, Carvalho LMT, Mora B (2015) Spatiotemporal patterns of tropical deforestation and forest degradation in response to the operation of the Tucuruí hydroelectric dam in the Amazon basin. Applied Geog 63:1-8. https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2015.06.001

Coutinho LM (2016) Biomas brasileiros. São Paulo – Oficina de Textos (ed.)

Dapporto L, Ramazzotti M, Fattorini S, Talavera G, Vila R, Dennis RLH (2013) Recluster: an unbiased clustering procedure for beta-diversity turnover. Ecography 36:1070–1075. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00444.x

Da Silva GCX, Medeiros de Abreu CH, Ward ND, Belúcio LP, Brito DC, Cunha HFA, Da Cunha AC (2020) Environmental Impacts of Dam Reservoir Filling in the East Amazon. Frontiers in Water 2:1–18. https://doi.org/10.3389/frwa.2020.00011

Davidson EA, Araújo AC, Artaxo P, Balch JK, Brown IF, Bustamante MMC, Coe MT, DeFries RS, Keller M, Longo M, Munger W, Schroeder W, Soares-Filho BS, Souza JCM, Wofsy SC (2012) The Amazon basin in transition. Nature 481:321-328. https://doi.org/10.1038/nature10943

De Cáceres M, Legendre P (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecological Society of America, 90: 3566-3574. https://doi.org/10.1890/08-1823.1

Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). Ecological Modelling 196: 483-493. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015

Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guenard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner HH (2021) Package 'adespatial' - Tools for the multiscale spatial analysis of multivariate data. 138p.

Erfanian A, Wang G, Fomenko L (2017) Unprecedented drought over tropical South America in 2016: significantly under-predicted by tropical SST. Scientific Reports 7:5811. https://doi.org/10.1038/s41598-017-05373-2

Fan X, Pedroli B, Liu G, Liu H, Song C, Shu L (2011) Potential plant species distribution in the Yellow River Delta under the influence of groundwater level and soil salinity. Ecohydrology 4:744–756. https://doi.org/10.1002/eco.164

Fearnside PM (2015) Hidrelétricas na Amazônia: impactos ambientais e sociais na tomada de decisões sobre grandes obras. Manaus: Editora Inpa. 289p.

Fearnside PM (2019) Hidrelétricas na Amazônia: impactos ambientais e sociais na tomada de decisões sobre grandes obras. Vol.3, 148p.

Fernandez JPR, Franchito SH, Rao VB (2019) Future Changes in the Aridity of South America from Regional Climate Model Projections. Pure Appl Geophys 176:2719–2728. https://doi.org/10.1007/s00024-019-02108-4

Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 37:4302-4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086

Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available in: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Access in: 15 jan. 2021.

Franchito SH, Fernandez JPR, Pareja D (2014) Surrogate Climate Change Scenario and Projections with a Regional Climate Model: Impact on the Aridity in South America. American Journal of Climate Change 3:474-489. http://dx.doi.org/10.4236/ajcc.2014.35041

Fu R, Yin L, Li W, Arias PA, Dickinson RE, Huang L, Chakraborty S, Fernandes K, Liebmann B, Fisher R, Myneni RB (2013) Increased dry-season length over southern Amazonia in recent decades and its implication for future climate projection. PNAS 110:18110–18115. https://doi.org/10.1073/pnas.1302584110

Galicia L, Lopez-Blanco J, Zarco-Arista AE, Filips V, Garcıa-Oliva F (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. Catena 36:153–164. https://doi.org/10.1016/S0341-8162(98)00121-0

Giraudoux P, Antonietti JP, Beale C, Lancelot R, Pleydell D, Treglia M (2021) Package 'pgirmess' - Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists. 51p.

Good P, Lowe JA, Collins M, Moufouma-Okia W (2008) An objective tropical Atlantic sea surface temperature gradient index for studies of south Amazon dry-season climate variability and change. Phil Trans R Soc B 363:1761–1766. https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0024

Gotelli NJ, Ellison AM (2011) Princípios de Estatística em Ecologia. Artmed, São Paulo.

Guarino ESG, Barbosa AM, Waechter JL (2012) Occurrence and abundance models of threatened plant species: Applications to mitigate the impact of hydroelectric power dams. Ecolog Model 230:22-33. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.01.007

Guimarães AF, Souza CR, Rosa C, Santos JP, Teixeira LAF, Zanzini LP, Santiago WTV, Zanzini ACS (2021) Small-scale environmental variations drive vegetation structure and diversity in Amazon riverine forests. Flora, 283:1-7. https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151916

Harper A, Baker IT, Denning AS, Randall DA, Dazlich D, Branson M (2014) Impact of Evapotranspiration on Dry Season Climate in the Amazon Forest. Journal of Climate 27:574-591. https://doi.org/10.1175/JCLI-D-13-00074.1

Hoffman JD, Narumalani S, Mishra DR, Merani P, Wilson RG (2008) Predicting Potential Occurrence and Spread of Invasive Plant Species along the North Platte River, Nebraska. Invasive Plant Science and Management 1:359–367. https://doi:10.1614/IPSM-07-048.1

Holt BG, Lessard JP, Borregaard MK, Fritz SA, Araújo MB, Dimitrov D, Fabre PH, Graham CH, Graves GR, Jønsson KA, Nogués-Bravo D, Wang Z, Whittaker RJ, Fjeldså J, Rahbek C (2013) An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. Science 339:74-78. https://doi.org/10.1126/science.1228282

Jones IL, Peres CA, Benchimol M, Bunnefeld L, Dent DH (2019) Instability of insular tree communities in an Amazonian mega-dam is driven by impaired recruitment and altered species composition. J Appl Ecol 56:779–791. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13313

Junk W (1984). The Amazon: limnology and landscape eco1ogy of a mighty tropica1 river and its basin. (Monographiae biologicae; v. 56). 2. Eco1ogy- Amazon River Region. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6542-3

Junk W (2013) Current state of knowledge regarding South America wetlands and their future under global climate change. Aquat Sci 75:113–131. https://doi.org/10.1007/s00027-012-0253-8

Kariuki M, Rolfe M, Smith RGB, Vanclay JK, Kooyman RM (2006) Diameter growth performance varies with species functional-group and habitat characteristics in subtropical rainforests. Forest Ecology and Management 225:1–14. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.07.016

Kübler D, Hildebrandt P, Günter S, Stimm B, Weber M, Mosandl R, Muñoz J, Cabrera O, Aguirre N, Zeilinger J, Silva B (2016) Assessing the importance of topographic variables for the spatial distribution of tree species in a tropical mountain forest. Erdkunde 70:19-47. https://doi.org/10.3112/erdkunde.2016

Laurance WF, Laurance SG, Delamonica P (1998) Tropical forest fragmentation and greenhouse gas emissions. Forest Ecology and Management 110:173-180. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00291-6

Šmilauer P, Lepš J (2003). Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5. Cambridge University Press.

Li X, Xiao J, He B (2018) Higher absorbed solar radiation partly offset the negative effects of water stress on the photosynthesis of Amazon forests during the 2015 drought. Environ Res Lett 13:044005. https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab0b

Lobo GS, Wittmann F, Piedade MTF (2019) Response of black-water floodplain (*igapó*) forests to flood pulse regulation in a dammed Amazonian river. Forest Ecology and Management 434:110-118. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.001

Mallik AU, Richardson JS (2009) Riparian vegetation change in upstream and downstream reaches of three temperate rivers dammed for hydroelectric generation in British Columbia, Canada. Ecological Engineering 3:810–819. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.12.005

Malhi Y, Aragão LEOC, Galbraith D, Huntingford C, Fisher R, Zelazowski P, Sitch S, McSweeney C, Meir P (2009) Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. PNAS 106:20610–20615. https://doi.org/10.1073/pnas.0804619106

Marengo JA, Jimenez JC, Espinoza JC, Cunha AP, Aragão LEO (2022) Increased climate pressure on the agricultural frontier in the Eastern Amazonia–Cerrado transition zone. Scientifc Reports 12:457. https://doi.org/10.1038/s41598-021-04241-4

McCune B, Grace JB (2002) Analysis Ecological Communities. Gleneden Beach, MjM Software Design.

Mclaughlin BC, Ackerly DD, Klos PZ, Natali J, Dawson TE, Thompson SE (2017) Hydrologic refugia, plants, and climate change. Global Change Biology 23:2941–2961. https://doi.org/10.1111/gcb.13629

Michalski F, Nishi I, Peres CA (2007) Disturbance-Mediated Drift in Tree Functional Groups in Amazonian Forest Fragments. Biotropica 39:691–701. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00318.x

Moser P, Oliveira WL, Medeiros MB, Pinto JR, Eisenlohr PV, Lima IL, Silva GP, Simon MF (2014). Tree Species Distribution along Environmental Gradients in an Area Affected by a Hydroelectric Dam in Southern Amazonia. Biotropica 46:367-376. https://doi.org/10.1111/btp.12111

Mousazade M, Ghanbarian G, Pourghasemi HR, Safaeian R, Cerdà A (2019) Maxent Data Mining Technique and Its Comparison with a Bivariate Statistical Model for Predicting the Potential Distribution of Astragalus Fasciculifolius Boiss. in Fars, Iran. Sustainability 11:3452. https://doi.org/10.3390/su11123452

Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, Skidmore AK, Toxopeus AG (2014) Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? Ecography 37:191-203. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x

Neiff JJ, Casco SL, Poi ASG, Zambiasio VA (2020) Influence of Yacyretá dam on trees distribution in the Paraná floodplain. Ecological Engineering 154:1-10. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105931

Neves JRD, Piedade MTF, Resende AF, Feitosa YO, Schöngart J (2019) Impact of climatic and hydrological disturbances on blackwater floodplain forests in Central Amazonia. Biotropica 00:1–6. https://doi.org/10.1111/btp.12667

Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara, B, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2019) The vegan Package. Community Ecology Package, 182p.

Oliveira RF, Zolin CA, Victoria DC, Lopes TR, Vendrusculo LG, Paulino J (2019) Hydrological calibration and validation of the MGB-IPH model for water resource management in the upper Teles Pires River basin in the Amazon-Cerrado ecotone in Brazil. Acta Amazonica 49:54 – 63. http://dx.doi.org/10.1590/1809-4392201800812

Oliveira WL, Medeiros MB, Moser P, Simon MF (2021) Mega-dams and extreme rainfall: Disentangling the drivers of extensive impacts of a large flooding event on Amazon Forests. PlosOne 16:1-25. https://doi.org/10.1371/journal. pone.0245991

Oliveira-Filho AT, Dexter KG, Pennington RT, Simon MF, Bueno ML, Neves DN (2021) On the floristic identity of Amazonian vegetation types. Biotropica 53:767–777. https://doi.org/10.1111/btp.12932

Organization of American states (OAS) (2005). Amazon River Basin - Integrated and Sustainable Management of Transboundary Water Resources in the Amazon River Basin. Water Project Series, USA, N8, 6p.

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, Heisterkamp S, Willigen BV, Ranke J (2022) Package 'nlme'. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, 338p.

Pires JM, Prance GT (1985). The Vegetation types of the Brazilian Amazon. Key environments: Amazonia (eds G.T. Prance and T.E. Lovejoy), pp. 109-145. Pergamon Press, Oxford.

Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. Ecology 87: 2614-2625. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2614:vposdm]2.0.co;2

Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, Patino S, Baker TR, Czimczik C, Fyllas NM, Martinelli L, Nardoto GB, Schmerler J, Santos AJB, Hodnett MG, Herrera R, Luizão FJ, Arneth A, Lloyd G, Dezzeo N, Hilke I, Kuhlmann I, Raessler M, Brand WA, Geilmann H, Moraes-Filho JO,

Carvalho FP, Araujo-Filho RN, Chaves JE, Cruz-Junior OF, Pimentel TP, Paiva R (2010) Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. Biogeosciences 7:1515–1541. https://doi.org/10.5194/bg-7-1515-2010

R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Fundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/

Rajakaruna SL, Ranawana KB, Gunaratne AMTA, Madawala HMSP (2019) Change of riparian vegetation from upstream to downstream reaches of a tropical river obstructed by a dam: A case study from Sri Lanka. Ceylon Journal of Science 48:143-153. http://doi.org/10.4038/cjs.v48i2.7618

Resende AF, Schöngart J, Streher AS, Ferreira-Ferreira J, Piedade MTF, Silva TSF (2019) Massive tree mortality from flood pulse disturbances in Amazonian floodplain forests: The collateral effects of hydropower production. Science of the Total Environment 659:587–598. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.208

Rocha M, Feitosa YO, Wittmann F, Piedade MTF, Resende AF, Assis RL. (2020). River damming affects seedling communities of a foodplain forest in the Central Amazon. Acta Botanica Brasilica 34:192-203. https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0263

Santos EA, Medeiros MB, Ferreira EJL, Simon MF, Oliveira WL, Costa FRC (2020) Palm distribution patterns in the southwestern Brazilian Amazon: Impact of a large hydroelectric dam. Forest Ecology and Management 463:1-10. doi:10.1016/j.foreco.2020.118032

Schöngart J, Wittmann F, Resende AF, Assahira C, Lobo GS, Neves JRD, Rocha M, Mori GB, Quaresma AC, Demarchi LO, Albuquerque BW, Feitosa YO, Costa GS, Feitoza GV, Durgante FM, Lopes A, Trumbore SE, Silva TSF, ter Steege H, Val AL, Junk WJ, Piedade MTF (2021) The shadow of the Balbina dam: A synthesis of over 35 years of downstream impacts on floodplain forests in Central Amazonia. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 31:1117–1135. https://doi.org/10.1002/aqc.3526

Soito JLS, Freitas MAV (2011) Amazon and the expansion of hydropower in Brazil: Vulnerability, impacts and possibilities for adaptation to global climate change. Renewable and Sustainable Energy Reviews 15:3165–3177. https://doi.org/10.1016/j.rser.2011.04.006

Suzuki R, Shimodaira H (2006) Pvclust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. Bioinformatics Applications Note 22:1540–1542. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl117

Targhetta N, Kesselmeier J, Wittmann F (2015) Effects of the hydroedaphic gradient on tree species composition and aboveground wood biomass of oligotrophic forest ecosystems in the central Amazon basin. Folia Geobotanica 50:185–205. https://doi.org/10.1007/s12224-015-9225-9

Tichý L, Chytrý M (2006) Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. Journal of Vegetation Science 17:809-818. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02504.x

Title PO, Bemmels JB (2018) ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. Ecography 41:291–307. https://doi.org/10.1111/ecog.02880

Wang P, Dong S, Lassoie JP (2014) The Large Dam Dilemma: An Exploration of the Impacts of Hydro Projects on People and the Environmental in China. 113p. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7630-2

Wittmann F, Damm C, Schöngart J (2019) Der sandwich-effekt: einengung von habitaten durch staudämme gefährdet die grössten und artenreichsten flussauen der erde. Auenmagazin 15:49-53.

Wu H, Chen J, Xu J, Zeng G (2019) Effects of dam construction on biodiversity: A review. Journal of Cleaner Production 221:480-489. https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.03.001

Zheng J, Arif M, Zhang S, Yuan Z, Zhang L, Li J, Ding D, Li C (2021) Dam inundation simplifies the plant community composition. Science of the Total Environment 801:19-36. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149827

Zhong R, Wang P, Mao G, Chen A, Liu J (2021) Spatiotemporal variation of enhanced vegetation index in the Amazon Basin and its response to climate change. Physics and Chemistry of the Earth 123:1-12. https://doi.org/10.1016/j.pce.2021.103024

Informações de suporte

Tabela 1. Lista de espécies indicadoras dos grupos florísticos formados na classificação hierárquica.

Grupo1		
Espécies	**stat**	**p-value**

Sorocea muriculata Miq.	0,90	0,001
Annona foetida Mart.	0,88	0,001
Duguetia surinamensis R.E.Fr.	0,88	0,001
Licania impressa Prance	0,88	0,002
Myrcia minutiflora Sagot	0,88	0,001
Xylopia calophylla R.E.Fr.	0,88	0,002
Guarea pubescens (Rich.) A.Juss.	0,86	0,002
Eugenia florida DC.	0,82	0,004
Oenocarpus minor Mart.	0,82	0,003
Rinorea macrocarpa (Mart. ex Eichler) Kuntze	0,82	0,002
Talisia mollis Kunth ex Cambess.	0,82	0,004
Hirtella racemosa Lam.	0,79	0,004
Aniba megaphylla Mez	0,76	0,026
Duroia longiflora Ducke	0,76	0,026
Eschweilera grandiflora (Aubl.) Sandwith	0,76	0,022
Guatteria blepharophylla Mart.	0,76	0,026
Inga marginata Willd.	0,76	0,026
Myrcia fenestrata DC.	0,76	0,024
Siparuna decipiens (Tul.) A.DC.	0,76	0,026
Anomalocalyx uleanus (Pax & K.Hoffm.) Ducke	0,72	0,015

Sorocea guilleminiana Gaudich.	0,72	0,014
Connarus erianthus Benth. ex Baker	0,70	0,047
Erythroxylum citrifolium A.St.-Hil.	0,70	0,048
Faramea capillipes Müll. Arg.	0,70	0,047
Ocotea nigrescens Vicent.	0,70	0,042
Pterocarpus officinalis Jacq.	0,70	0,042
Fusaea longifolia (Aubl.) Saff.	0,67	0,020
Alibertia claviflora K.Schum.	0,63	0,031
Calycolpus goetheanus (Mart. ex DC.) O.Berg	0,63	0,031
Chrysophyllum amazonicum T.D.Penn.	0,63	0,019
Corythophora alta R.Knuth	0,63	0,031
Diospyros cavalcantei Sothers	0,63	0,019
Duguetia stelechantha (Diels) R.E.Fr.	0,63	0,031
Eschweilera collina Eyma	0,63	0,021
Eschweilera wachenheimii (Benoist) Sandwith	0,63	0,019
Hymenopus sothersiae (Prance) Sothers & Prance	0,63	0,031
Inga longiflora Spruce ex Benth.	0,63	0,019
Lacistema aggregatum (P.J.Bergius) Rusby	0,63	0,019
Licaria martiniana (Mez) Kosterm.	0,63	0,019
Miconia eriodonta DC.	0,63	0.025

Micrandropsis scleroxylon (W.A.Rodrigues) W.A.Rodrigues	0,63	0,025
Mouriri ficoides Morley	0,63	0,031
Myrcia madida McVaugh	0,63	0,031
Naucleopsis ulei (Warb.) Ducke	0,63	0,031
Palicourea anisoloba (Müll.Arg.) Boom & M.T.Campos	0,63	0,019
Palicourea corymbifera (Müll.Arg.) Standl.	0,63	0,019
Palicourea iodotricha (Müll. Arg.) Delprete & J.H.Kirkbr.	0,63	0,021
Picrolemma sprucei Hook.f.	0,63	0,019
Pouteria minima T.D.Penn.	0,63	0,019
Pouteria virescens Baehni	0,63	0,031
Protium pilosum (Cuatrec.) Daly	0,63	0,025
Swartzia oblanceolata Sandwith	0,63	0,031
Swartzia reticulata Ducke	0,63	0,019
Touroulia guianensis Aubl.	0,63	0,021
Grupo 2		
Burdachia sphaerocarpa A.Juss.	1	0.008
Erisma calcaratum (Link) Warm.	1	0.008
Eschweilera tenuifolia (O.Berg) Miers	1	0.008
Hevea spruceana (Benth.) Müll.Arg.	1	0.008
Homalium racemosum Jacq.	1	0.008

Hydrochorea marginata (Benth.) Berneby & J.W.Grimes	1	0.008
Crudia amazonica Spruce ex Benth.	0,95	0,010
Handroanthus barbatus (E.Mey.) Mattos	0,95	0,015
Pouteria elegans (A.DC.) Baehni	0,95	0,014
Couepia paraensis (Mart. & Zucc.) Benth.	0,90	0,018
Leptolobium nitens Vogel	0,90	0,017
Leptobalanus octandrus (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Sothers & Prance	0,86	0,020
Grupo 3		
Theobroma speciosum Willd. ex Spreng	0,79	0,004
Bertholletia excelsa Bonpl.	0,74	0,003
Dialium guianense (Aubl.) Sandwith	0,74	0,008
Protium altissimum (Aubl.) Marchand	0,74	0,003

CAPÍTULO 2. (a ser submetido à revista *Acta Botanica Brasilica*)

CAPÍTULO 2: Variação filogenética de táxons arbóreos entre florestas influenciadas por barragens hidrelétricas em rios represados da Bacia Amazônica brasileira

Resumo:

O caráter ecológico das espécies reflete a história biogeográfica de seus ancestrais. Aqui, buscamos investigar a variação na diversidade e estrutura filogenética arbórea entre áreas associadas a rios represados da Bacia Amazônica brasileira e compreender a relevância de preditores ambientais sobre esses parâmetros. Consultamos cerca de 2.000 publicações e tiramos proveito das listas florísticas procedentes de nove levantamentos, abrangendo 5.953 registros de ocorrência. Acessamos as bases de dados que incorporam informações sobre clima, solo e topografia para obter 54 variáveis ambientais. Com base no banco regional composto por 1.178 espécies arbóreas, geramos uma árvore filogenética usando o pacote "V.PhyloMaker". Calculamos as medidas de diversidade filogenética (PD) e de estrutura filogenética (MPD – Distância Média Pareada e MNTD - distância média do táxon mais próximo), bem como os seus correspondentes padronizados ses.PD, ses.MDP e ses.MNTD. Empregamos o método de mínimos quadrados generalizados (GLS) para testar o efeito das variáveis ambientais sobre as métricas filogenéticas. As áreas adjacentes a rios interrompidos por hidrelétricas exibiram um padrão de comunidades agrupadas e aleatórias. ses.MPD foi maior para a área de Balbina em comparação com as áreas de Teles Pires e Tucuruí. A MNTD foi maior em Balbina do que em Teles Pires, mas a diversidade filogenética (PD) foi maior em Teles Pires do que em Balbina e Jirau. Ademais, notamos que as variáveis edáficas foram as que mais se correlacionaram com ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD. Surpreendentemente, a ses.PD diminuiu ao longo do gradiente de distância da fonte de drenagem principal, revelando que as áreas mais próximas ao rio abrigam maior diversidade de linhagens de árvores. Provavelmente, o tempo de exposição de nossas comunidades ao distúrbio é ainda insuficiente para ter causado grandes alterações na estrutura e diversidade filogenética, mas esses impactos poderão ser gravemente percebidos a longo prazo.

Palavras-chave: Represa, preditores ambientais, filogenia, diversidade de linhagens.

1. Introdução

A composição de espécies de uma assembleia local ou regional resulta da interação entre processos evolutivos e ecológicos (Jin & Qian, 2019), de modo que o caráter ecológico das espécies reflete a história biogeográfica de seus ancestrais (Webb et al., 2002). As comunidades são formadas por espécies que coocorrem no tempo e no espaço e derivam de processos evolutivos, ecológicos e antrópicos muitas vezes interligados, tais como filtros ambientais, competição por recursos, limitação de dispersão e ocorrência de distúrbios (Cavender-Bares et al., 2009). Desvendar o papel dos eventos determinísticos e estocásticos sobre os padrões de montagem das comunidades, com base em aspectos filogenéticos, é especialmente relevante quando se pretende formular estratégias visando à mitigação de distúrbios e conservação da biodiversidade ao longo do espaço e do tempo (Kembel e Hubbell, 2006; Villa et al., 2023; Maza-Villalobos et al., 2020; Swenson, 2014).

A teoria do nicho postula que os gradientes ambientais afetam a distribuição espacial das linhagens evolutivas, pois as condições ambientais moldam a sobrevivência, crescimento e reprodução das espécies (Vandermeer, 1972). Através da conservação filogenética de nicho as linhagens tendem a restringir sua ocorrência a certos locais de habitat (Silva-Pereira et al., 2020; Cupertino-Eisenlohr e Simon 2023), de modo que espécies mais aparentadas filogeneticamente tendem a compartilhar estratégias que permitem a sua sobrevivência em ambientes análogos (Cavender-Bares et al., 2004). Deste modo, espera-se encontrar alto grau de parentesco entre espécies coocorrentes no caso de existirem fortes filtros ambientais regulando as comunidades (Gastauer e Meira-Neto, 2017; Dexter et al., 2017). Ao mesmo tempo, é sabido que a competição limita a coexistência de espécies muito próximas filogeneticamente, favorecendo as assembléias de espécies menos aparentadas (Fine et al., 2005). Portanto, em comunidades agrupadas as espécies coocorrentes estão geralmente expostas a filtros ambientais e em comunidades sobredispersas a exclusão competitiva é o fator ecológico determinante (Webb et al., 2002). Em outras palavras, a distribuição filogenética agrupada de táxons indica que o uso de habitat é uma característica conservada entre as espécies da comunidade, isto é, a distância filogenética entre as famílias que compõem a comunidade é menor do que o esperado ao acaso (Webb et al., 2002; Kembell e Hubbell, 2006; Silva-Pereira et al., 2020). Já em comunidades sobredispersas os táxons possuem requisitos semelhantes de nicho, isto é,

espécies mais distantes filogeneticamente (menos aparentadas) coocorrem (Webb et al., 2002). Comunidades aleatórias são filogeneticamente estruturadas ao acaso, tendo como fator determinante, dentre outros, a limitação de dispersão (Webb, 2000).

Assim, as métricas convencionais de estimativa da diversidade baseadas puramente na quantificação da riqueza falham por não considerarem o aspecto evolutivo das linhagens (Honorio-Coronado et al., 2015). A análise da estrutura filogenética firmada em parâmetros que estimam a diversidade taxonômica de comunidades vegetais gera *insights* sobre os processos ecológicos que moldam o ambiente (Cianciaruso et al., 2009; Honorio-Coronado et al., 2015; Cardoso et al., 2017). Embora possamos prever um padrão de agrupamento filogenético entre as espécies de comunidades convergentes em resposta aos filtros ambientais, uma eventual competição por recursos pode causar sobredispersão (Webb et al., 2002; Cianciaruso et al., 2009; Gastauer e Meira-Neto, 2017). Tem sido um desafio entender como esses processos (filtros ambientais e exclusão competitiva) se relacionam e qual deles controla os padrões filogenéticos das comunidades naturais.

Estudos sobre estrutura e diversidade filogenética permitem investigar as regras de montagem de comunidades influenciadas por filtros ambientais e competição, constituindo um cenário propício para avaliar como as espécies respondem às mudanças nas características do habitat (Cavender-Bares et al., 2009; Guisan et al., 2017). As florestas ripárias apresentam alta diversidade filogenética (Cássia-Silva et al., 2020; Silva-Pereira et al., 2020), portanto compreender os impactos causados por hidrelétricas nesses ecossistemas é fundamental para o desenvolvimento de ações sustentáveis visando à conservação das espécies (Wang et al., 2014; Benchimol e Peres, 2015; Da Silva et al., 2020).

A fragmentação florestal induzida por barragens tem um impacto profundo nas assembleias de árvores devido à perda de linhagens evolutivas e decaimento pronunciado na estrutura e diversidade filogenética (Santo-Silva et al., 2021). A matriz aquática circundante prejudica a dispersão de sementes devido à disrupção da relação vertebrado-planta, reduzindo a diversidade filogenética (Santo-Silva et al., 2021). Habitats marginais a reservatórios hidrelétricos podem apresentar alta diversidade de linhagens, o que evidencia a necessidade de medidas de conservação desses ambientes incorporarem informações filogenéticas (Oliveira et al. 2021).

De acordo com os nossos conhecimentos, até o presente momento apenas dois estudos correlatos se propuseram a investigar a estrutura e diversidade filogenética de árvores em habitats ribeirinhos adjacentes a rios interrompidos por barragens hidrelétricas na Amazônia brasileira (Santo-Silva et al., 2021; Oliveira, 2016). Ambos, contudo, consistem em abordagens pontuais. Portanto, informações em macroescala sobre as estratégias de história de vida e relações evolutivas das espécies arbóreas da Bacia Amazônica afetadas por represas são escassas na literatura.

O nosso estudo tem por objetivo investigar a variação na diversidade e estrutura filogenética arbórea entre áreas associadas a rios represados da Bacia Amazônica brasileira, bem como compreender a relevância de preditores ambientais sobre esses parâmetros. A fim de contemplar esse objetivo elaboramos as seguintes questões: (1) como se caracterizam e como variam a estrutura e a diversidade filogenética ao longo das áreas afetadas pelas barragens? (2) Quais são as variáveis ambientais mais importantes para os padrões de estrutura e diversidade filogenética arbórea? Prevemos que o gradiente de inundação produzido pelo barramento dos rios possa expor as comunidades arbóreas a condições periodicamente anóxicas; se isso for verdade esperamos encontrar um padrão de comunidades agrupadas onde apenas as espécies mais adaptadas a esse filtro ambiental e, provavelmente, mais aparentadas coocorrem **(**Webb et al., 2002; Kembell e Hubbell, 2006). Alternativamente, esses cursos hídricos podem funcionar como barreiras de dispersão reduzindo a exclusão competitiva; se isso for verdade, esperamos que as comunidades sejam aleatórias, ou seja, estruturadas filogeneticamente ao acaso (ver Webb, 2000; Webb et al., 2002). Com base em estudos anteriores que demonstraram a tendência de a diversidade e estrutura filogenética serem promovidas por atributos de solo (Gastauer e Meira-Neto, 2017; Campos et al., 2021; Villa et al., 2023), presumimos que as variáveis edáficas influenciem mais fortemente os padrões filogenéticos das comunidades.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

A Floresta Amazônica brasileira abrange os limites da região politicamente definida como Amazônia Legal, com uma área de 5,2 milhões de km², equivalente aos estados do Acre, Amapá, Amazonas, Mato Grosso, Maranhão, Pará, Rondônia, Roraima e Tocantins

(IBGE, 2012). A Bacia Amazônica apresenta um gradiente de elevação acentuado, variando entre o nível do mar, na foz do rio Amazonas, se estendendo pelas florestas montanas até a Cordilheira dos Andes em altitude de 6.500 m (Buscardo et al., 2016). O rio Amazonas flui através da bacia desde a sua nascente, no Peru, até o Oceano Atlântico, a leste, percorrendo 7.100 km, e abrange 10 sub-bacias, sendo as principais as dos rios Juruá, Negro, Madeira, Tapajós e Xingu (OAS, 2005. Fig. 1).

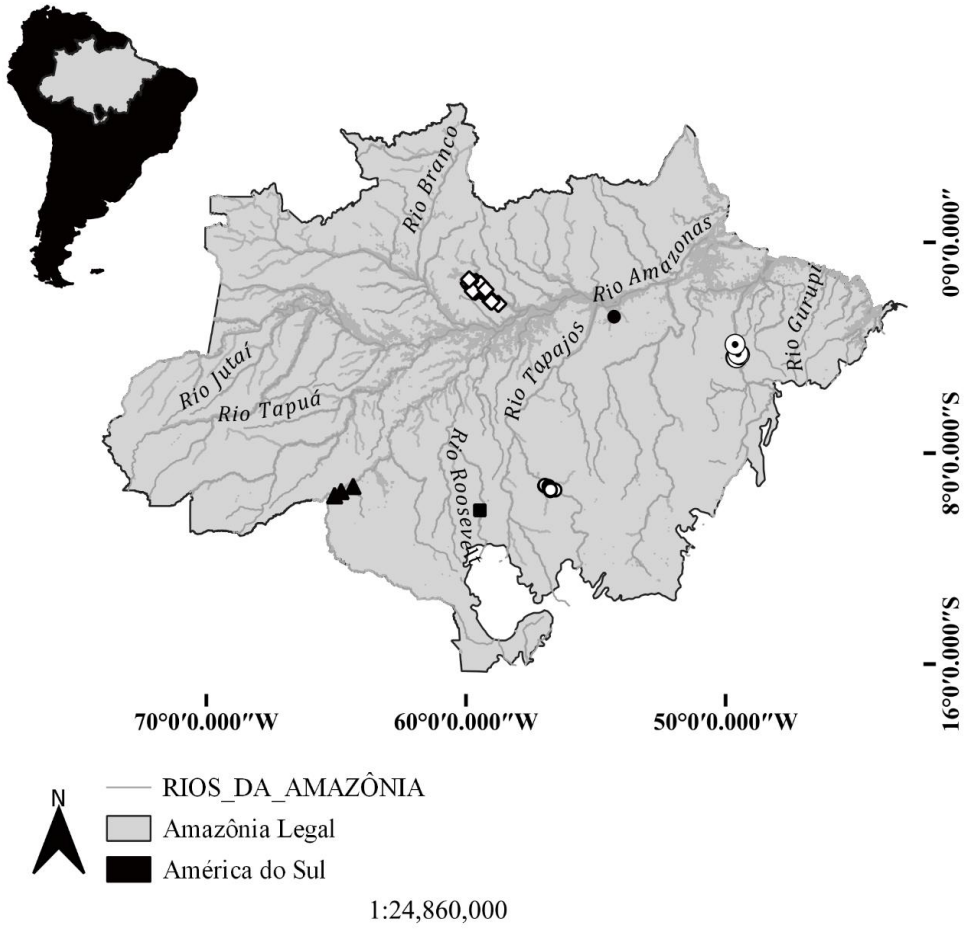


Figura 1. Bacia Amazônica com agora 52 sítios distribuídos na área de influência de seis represas hidrelétricas. Hidrelétricas de Balbina (◊), Jirau (▲), Teles Pires (○) e Tucuruí (**Ɵ**).

Na Bacia Amazônica predominam três classes climáticas conforme Köppen: tropical úmido (*Af*), tropical de monção (*Am*) e tropical úmido-seco (*Aw*). A precipitação média anual é de 2.222,55 mm e a temperatura média anual é de 24,12 °C (Zhong et al., 2021; Buscardo et al., 2016). Em relação à flora, existem cerca de 8.224 espécies de árvores conhecidas (Oliveira-Filho et al., 2021) e a maior parte do Bioma é coberta por fragmentos

de floresta tropical latifoliada perenifólia (Coutinho, 2016; Oliveira-Filho et al., 2021). Os ecossistemas amazônicos de terra firme são notavelmente caracterizados por uma topografia dissecada em planaltos de solo argiloso e vales com solos arenosos (Buscardo et al., 2016). As florestas inundáveis contrastam com a paisagem de terra firme circundante devido ao excesso de umidade; os solos são arenosos e argilosos (Pires e Prance, 1985).

2.2 Coleta de dados

Visando acessar as listas de espécies arbóreas e táxons análogos (p. ex. palmeiras e arbustos) contidas nas matrizes de dados dos inventários feitos na área sob influência hidrelétrica em rios da Amazônia brasileira, consultamos as principais plataformas de busca de artigos científicos (*Google Scholar*, *SciDirect*, SciELO, *Web of Science*) empregando os seguintes termos de busca: *intitle: "floristic" "amazon" "dam"*; *intitle: "floristic"* "nome da hidrelétrica*" "dam"*; *intitle: "richness" "Amazon" "riverine" "forest"* e, finalmente, *intitle: "richness" "forests" "Amazon" "basin"*, nos idiomas inglês e português. Após consultarmos cerca de 2.000 publicações tiramos proveito das listas florísticas procedentes de nove levantamentos. Estes consistem em artigos publicados em revistas científicas (7) e trabalhos acadêmicos (2) feitos nas proximidades de seis hidrelétricas instaladas na Amazônica brasileira: UHE de Balbina (rio Uatumã-AM), UHE de Jirau (rio Madeira-RO), UHE de Teles Pires (rio Teles Pires-MT) e UHE de Tucuruí (rio Tocantins-PA). A inclusão de trabalhos acadêmicos ocorreu porque tivemos a segurança de que a identificação taxonômica das espécies foi feita de forma confiável e precisa por especialistas e parataxonomistas experientes.

Tabela 1. Descrição das usinas hidrelétricas (UHEs) incluídas no presente estudo e esforço amostral nas áreas de entorno onde se procederam os levantamentos florísticos.

UHE	Rio	Início das operações	Área do reservatório (km²)	Capacidade energética (MW)	Esforço de amostragem (ha)	Fonte
Balbina	Uatumã	1989	2.335,9	250	29,3	Fearnside (2015); Jones et al. (2019).

Jirau	Madeira	2013	258	3.750	28,3	Fearnside (2015); Perigolo et al. (2017).
Teles Pires	Teles Pires	2015	152	1.820	24,4	Guimarães et al. (2021); Rocha-Filho (2019).
Tucuruí	Tocantins	1984	2.430	4.000	5,0	Fearnside (2015); Rosa-Junior et al. (2015).

Florestas Ombrófilas de terra firme e ecossistemas fluviais, tais como Campinarana, Várzea e Igapó, predominam nas adjacências das UHEs de Balbina, Jirau e Tucuruí (Pires e Prance, 1985; Moser et al., 2014; Rosa-Junior et al., 2015; Benchimol e Peres 2015; Targhetta et al., 2015). A área sob influência do reservatório de Teles Pires contempla três tipos vegetacionais mesclados entre Floresta Ombrófila Densa Submontana e Aluvial, Floresta Estacional Perenifólia (IBGE, 2012) e região de contato com o domínio do Cerrado (Guimarães et al., 2021).

Removemos 10 dos 62 sítios originais - correspondentes a duas usinas hidrelétricas - devido à imprecisão relacionada ao tamanho da amostra por se tratarem de registros de ocorrência de espécies provenientes da plataforma GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*) (um sítio), pelo delineamento amostral ter sido feito sem uso de parcelas (um sítio), bem como pela indisponibilidade de dados referentes a algumas variáveis edáficas (oito sítios). Portanto, examinamos 52 sítios em aproximadamente 85 ha amostrais distribuídos entre diferentes tipos de vegetação (Tabela 1).

Trabalhamos com 5.953 registros de ocorrência das 83 famílias, 398 gêneros e 1.101 espécies botânicas ocorrendo na área de influência de barragens hidrelétricas construídas em rios da Amazônia brasileira. A identificação taxonômica das espécies foi feita por especialistas e parataxonomistas com vasta experiência em inventários e identificação de plantas da Floresta Amazônica, com auxílio de bibliografias apropriadas (livros e chaves dicotômicas) e comparação com amostras previamente identificadas depositados nas

principais coleções da Amazônia (CEN, HERBAM, INPA e Museu Paraense Emílio Goeldi). Revisamos a grafia dos nomes científicos das espécies no banco eletrônico de dados do site REFLORA (http://floradobrasil.jbrj.gov.br/ (Flora do Brasil, 2020) e TNRS (*Taxonomic Name Resolution* 4.1) (Boyle et al., 2013).

2.2.1 Obtenção das variáveis ambientais

Consultamos as bases de dados do Cgiarcsi, EarthEnv, Envirem, FAO, Soil Grids, United Nations Environment Programme e WorldClim, que incorporam informações sobre clima, solo e topografia para obter 54 variáveis ambientais com resolução espacial de 30 segundos de arco (~ 1 km). Adicionalmente mensuramos a distância entre o ponto central de cada sítio e a fonte de drenagem mais próxima (doravante, distância do curso hídrico), usando a ferramenta específica de medição de distância do Google Earth, e consideramos essa variável como um proxy de influência dos empreendimentos hidrelétricos nos processos de montagem das comunidades (Material suplementar 1).

O nosso conjunto de dados final compôs as seguintes matrizes de dados: i) florística, contendo 5.953 registros de ocorrência das 1.178 espécies para 54 sítios e ii) ambiental, com as 54 variáveis climáticas, edáficas, topográficas e distância do curso hídrico. As variáveis *Water Vapor Press* (*Max e Mean*) e *SWS_Min* não retornaram valores para três dos nossos sítios, sendo assim sistematicamente removidas das nossas análises.

2.3 Análise de dados

Com base no banco regional composto por 1.178 espécies arbóreas (DAP ≥ 10 cm), geramos uma árvore filogenética usando a função *phylo.maker* do pacote "V.PhyloMaker" (Jin & Qian, 2019). O "V.PhyloMaker" inclui uma abordagem para anexar gêneros ou espécies a seus parentes próximos através de uma mega-árvore (Jin e Qian, 2019). A mega-árvore implementada em "V.PhyloMaker" ("GBOTB.extended.tree") é derivada de duas filogenias que incorporam informações para espermatófitas e pteridófitas e inclui 10.587 gêneros, 74.533 espécies e as 479 famílias de plantas vasculares conhecidas (Zanne et al., 2014; Smith e Brown, 2018), adotando o sistema de classificação taxonômica em nível de família do APG IV (Angiosperm Phylogeny Group, 2016). Acomodamos o *pool* de espécies na mega-árvore usando a função *drop.tip*. Removemos deste recorte as espécies da

filogenia que não constavam na nossa matriz de comunidade. Paralelamente, acessamos a plataforma SUNPLIN (https://bioinfo.inf.ufg.br/sunplin/, Martins et al., 2013) para inserir a espécie *Ruizterania cassiquiarensis*, pois esta não constava na mega-árvore de referência. Durante esse processo, elegemos *Ruizterania albiflora* como o clado de consenso mais derivado (MDCC). Por fim, testamos a correspondência entre a nossa matriz de comunidade e a mega-árvore através da função *match.phylo.comm* implementada em "V.PhyloMaker".

Para responder à primeira questão - "Como se caracterizam e como variam a estrutura e a diversidade filogenética ao longo das áreas afetadas pelas barragens?" – inicialmente calculamos as medidas de diversidade filogenética (PD – equivalente ao somatório do comprimento de todos os ramos das árvores filogenéticas, medindo a história evolutiva de uma comunidade) e de estrutura filogenética (MPD – Distância Média Pareada, correspondente à distância média entre todas as combinações de pares de espécies coocorrentes, medindo o número médio de anos de história evolutiva que separa as espécies; MNTD - Distância Média do Táxon Mais Próximo, que estima a distância filogenética média entre um indivíduo e o indivíduo não coespecífico mais intimamente relacionado, bem como os seus correspondentes padronizados ses.PD, ses.MDP e ses.MNTD; Faith, 1992; Webb, 2000; Webb et al., 2002). Valores positivos de ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD indicam sobredispersão e valores negativos indicam agrupamento filogenético (Faith, 1992). Um resultado significativo de PD sugere que a comunidade é predominantemente composta por táxons filogeneticamente mais distantes do que o esperado ao acaso, indicando alta diversidade de linhagens (Silva-Pereira et al., 2020; Cianciaruso et al., 2009). Calculamos essas métricas empregando o pacote "picante" (Kembel et al., 2010); o modelo nulo usado foi "taxa.labels", com 10.000 aleatorizações (Swenson, 2014).

Avaliamos a significância das métricas de agrupamento e sobredispersão, par-a-par, através de testes *t* para uma amostra. Comparamos a significância das médias das métricas filogenéticas (PD, ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD) entre as comunidades adjacentes às barragens usando o teste F, teste de Tukey ou, quando necessário, o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, sucedido pelo pós-teste de Dunn com correção de Bonferroni (Dinno, 2015).

Para abordar a segunda questão - "Quais são as variáveis ambientais mais importantes para os padrões de estrutura e diversidade filogenética arbórea?", relacionamos as informações contidas nas nossas duas matrizes de dados (florística e ambiental) a fim de destacar o papel do componente ambiental (clima, distância do rio, relevo, solo e topografia) sobre as métricas filogenéticas padronizadas (variáveis resposta: ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD). Controlamos os níveis de interdependência das 54 variáveis bioclimáticas, topográficas, paisagísticas, de solo e distância do curso hídrico usando a função *vifstep* do pacote "usdm" (Naimi, 2015), adotando um limite de corte (*threshold*) igual a 10. Este procedimento verifica e remove a multicolinearidade entre as variáveis explicativas que irão compor o modelo final (VIF $\geq$ 10). Os 20 preditores ambientais restantes compuseram o nosso modelo.

Empregamos o método de mínimos quadrados generalizados (GLS), usando a função *gls* do pacote nlme (Pinheiro et al., 2019) para testar o efeito das 20 variáveis ambientais sobre as métricas que descrevem a diversidade e estrutura filogenética das comunidades (PD, MPD, MNTD, ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD). A riqueza de espécies tem influência controlada sobre valores padronizados de PD, MNTD e MPD, i.e., ses.PD, ses.MNTD e ses.MPD (Matos et al., 2017).

Executamos todas as análises em ambiente de programação R, versão 4.2.2 (R Development Core Team, 2016).

3. Resultados

3.1 Estrutura filogenética da comunidade

Considerando os valores das métricas padronizadas (*ses.*), as áreas adjacentes a rios interrompidos por hidrelétricas exibiram um padrão de comunidades agrupadas e aleatórias, sendo registrado maior número de sítios aleatórios, ou seja, sem estrutura filogenética definida (Tabela 2). O efeito do tamanho padronizado da diversidade filogenética (ses.PD) para todas as áreas apresentou valor negativo significativo ($p < 0,05$), indicando baixa diversidade de linhagens (Tab.2). Entretanto, esta métrica não variou entre as áreas (Fig. 2).

Tabela 2 - Valores médios padronizados e desvios padrão (±) das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), distância média pareada (ses.MPD) e distância média do táxon mais

próximo (ses.MNTD) registrados para as espécies ocorrentes em rios barrados por represas hidrelétricas na bacia amazônica brasileira.

Área	ses.PD	p	ses.MPD	p	ses.MNTD	p	N
Balbina	-1,74 ± 1,28	**< 0,01**	-0,03 ± 0,83	> 0,05	-1,65 ± 1,24	**< 0,01**	35
Jirau	-1,39 ± 1	**< 0,05**	-1,24 ± 1,27	> 0,05	-1,11 ± 1,16	> 0,05	4
Teles Pires	-1,03 ± 1,47	**< 0,05**	-1,61 ± 1,02	**< 0,01**	-0,55 ± 1,17	> 0,05	8
Tucuruí	-1,32 ± 1,25	**< 0,05**	-2,24 ± 0,69	**< 0,01**	-1,09 ± 1,34	> 0,05	5

ses.MPD foi maior para a área de Balbina em comparação com as áreas de Teles Pires e Tucuruí ($F_{(3)} = 14,62$; $p < 0,0001$; Fig. 2). A distância média do táxon mais próximo (MNTD) foi maior em Balbina do que em Teles Pires (Kruskal-Wallis $p > 0,01$; Fig. 2), mas a diversidade filogenética (PD) foi maior em Teles Pires do que em Balbina e Jirau ($F_{(3)} = 6,75$; $p > 0,001$; Fig. 2). MPD ($F_{(3)} = 1,18$; $p > 0,05$), ses.MNTD ($F_{(3)} = 1,91$; $p > 0,05$) e ses.PD (Kruskal-Wallis $p > 0.05$) não variaram entre as quatro áreas (Fig. 2). Registramos valores negativos para todas as métricas padronizadas (.ses) e em praticamente todas as nossas áreas, indicando que a distância filogenética entre as espécies que compõem a comunidade é menor do que esperado ao acaso (Fig. 2).

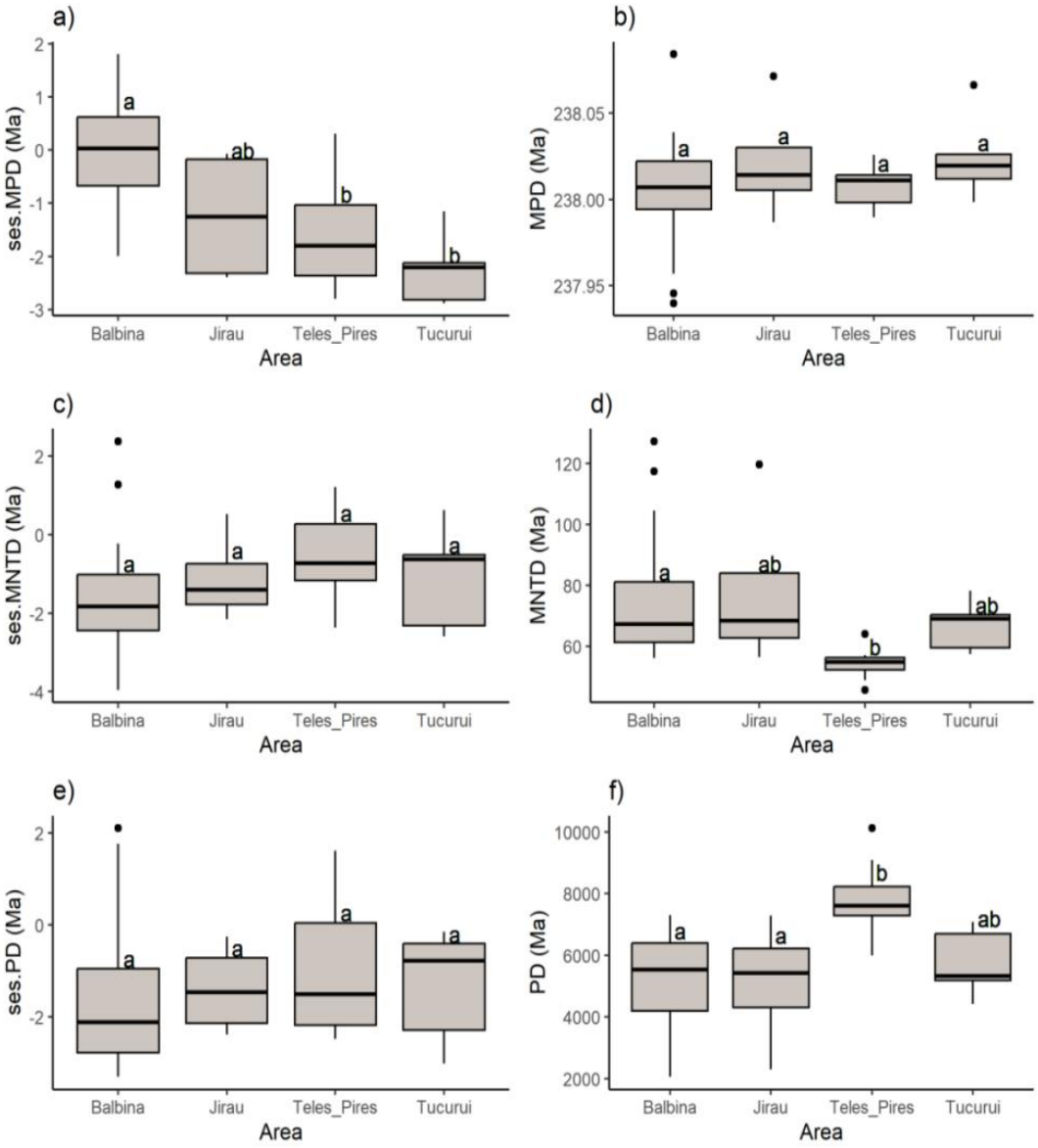


Figura 2 - Variação da diversidade filogenética, distância média entre pares e distância média do táxon mais próximo entre barragens instaladas na Bacia Amazônica.

3.2 Influência dos preditores ambientais sobre as métricas padronizadas

Constatamos que sete das nove variáveis ambientais selecionadas pelo método GLS estão significativamente correlacionadas com as métricas filogenéticas padronizadas de diversidade e estrutura (Tab. 3). Ademais, notamos que as variáveis edáficas foram as que mais se correlacionaram com ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD. Para ses.PD e ses.MNTD, adicionalmente às variáveis de solo, uma climática (*bio04*), cobertura de nuvem e distância

do curso hídrico também foram preditoras significativas dos modelos. Uma variável topográfica (*Aspect_Northness*) se correlacionou significativamente com a métrica ses.MPD. Não detectamos autocorrelação espacial entre os valores das métricas padronizadas usando o índice de Moran.

Tabela 3 - Preditores ambientais selecionados pelo modelo que melhor explicam os resultados das métricas de diversidade e estrutura filogenética padronizadas (ses.). Em negrito as variáveis preditoras significativas. *T*: tamanho do efeito, isto é, o tamanho da diferença em relação a variação explicada por cada variável ambiental. O significado das variáveis pode ser acessado em Material suplementar 1.

Métricas filogenéticas	*Variáveis selecionadas	*T*	*P*
ses.PD	*bio04*	5,32	**0,00**
	Clay	1,77	0,08
	Cloud_Cover	-2,87	**0,00**
	Coarse	-2,25	**0,03**
	Dist_drengem	-2,83	**0,00**
	pH_H$_2$O	-2,48	**0,02**
ses.MPD	*Aspect_Northness*	-3,36	**0,00**
	Carbon	3,43	**0,00**
	PET_ColdQuart	-0,88	0,38
	pH_H20	-2,40	**0,02**
ses.MNTD	*bio04*	5,34	**0,00**
	Clay	1,55	0,12
	Cloud_Cover	-3,00	**0,00**
	Coarse	-2,81	**0,00**
	Dist_drengem	-3,42	**0,00**
	pH_H$_2$O	-2,26	**0,02**

Surpreendentemente, a diversidade filogenética padronizada (ses.PD) diminuiu ao longo do gradiente de distância da fonte de drenagem principal, revelando que as áreas

mais próximas ao rio abrigam maior diversidade de linhagens de árvores. O pH_H_2O foi incluído em todos os melhores modelos.

4. Discussão

4.1 Estrutura filogenética

Filtros ecológicos e história filogenética têm papéis decisivos na estruturação de comunidades lenhosas, podendo gerar assembleias de espécies estreitamente relacionadas (Gerolamo et al., 2022). Além disso, os padrões de agrupamento filogenético na Bacia Amazônica derivam de processos ecológicos e evolutivos, tais como limitação de dispersão e baixa frequência de especiação (Fine e Kembel, 2011; Eiserhardt et al., 2013), como também de fatores climáticos representados por aumentos de temperatura e evapotranspiração e redução de precipitação (González-Caro et al., 2014). Por adaptação evolutiva, espécies capazes de resistir às restrições ambientais tendem a conservar filogeneticamente algumas características vantajosas que lhes permitem sobreviver em habitats adversos (Ding et a. 2012). No presente estudo, as barreiras ribeirinhas causadas por fatores hidrológicos supostamente retardam a expansão das espécies de árvores recentemente evoluídas para colonizarem novos locais (Fine e Kembel, 2011).

Nosso estudo corrobora a percepção geral de que os aspectos filogenéticos da comunidade florestal amazônica são especialmente moldados por processos determinísticos, como, por exemplo, filtragem ambiental (Kembel e Hubbell, 2006; Villa et al., 2023), e estocásticos, tais como limitação de dispersão e deriva ecológica (Maza-Villalobos et al., 2020), que ajudam a explicar os respectivos padrões de agrupamento e aleatoriedade registrados. Assim, postulamos que eventos estocásticos e determinísticos podem ser igualmente relevantes na montagem da assembleia de vegetação arbórea amazônica associada a barragens (Campos et al., 2021).

A perda de exemplares em paisagens alteradas aumenta a dominância de espécies adaptadas à perturbação dentro de um subconjunto limitado de clados, causando agrupamento filogenético (González-Caro et al., 2014; Matos et al., 2017). Adicionalmente à letalidade das árvores, interrupções na dispersão de sementes através da matriz hídrica podem restringir a ocorrência das espécies a habitats representados por táxons estreitamente relacionados (Santo-Silva et al., 2021). Nessas condições, estudos

demonstram que as restrições ambientais favorecem o agrupamento filogenético quando nichos ecológicos são conservados dentro de linhagens evolutivas (Miazaki et al., 2015; Villa et al., 2018). Paralelamente, padrões aleatórios podem ser causados por efeitos conjuntos e opostos das condições ambientais e interações bióticas e não apenas pela falta de influência de um ou outro (Soliveres et al., 2012).

4.2 Diversidade filogenética

Com base na geologia, pode-se sugerir que as comunidades arbóreas do escudo brasileiro, onde se localiza a hidrelétrica de Teles Pires, sobrepostas a substratos de origem pré-cambriana, apresentem maior PD devido ao acúmulo de linhagens ao longo de milhões de anos de história evolutiva (Quesada et al. 2011; Honório-Coronado et al. 2015). Além disso, a capacidade de inúmeras linhagens se estabelecerem no sul da Amazônia pode refletir os aumentos substanciais de perturbação e rotatividade, e ao fato de essa região abrigar espécies do Cerrado por se tratar de uma área de contato entre as duas unidades biogeográficas (ver Zappi et al., 2011; Guimarães et al. 2021). Outro aspecto relevante é o fato de a área alagada pelo reservatório de Teles Pires ser menor do que as demais (consultar Tabela 1); consequentemente, os danos causados pela exposição das árvores ao alagamento são menos pronunciados.

O fato de as áreas próximas aos rios apresentarem maior variedade de linhagens de árvores indica uma possível relação entre a diversidade filogenética e a umidade do solo (Costa et al., 2022). Estudos feitos em formações ripárias da borda sul-amazônica, do cerrado e da caatinga reportaram que habitats marginais a cursos hídricos são notavelmente diversos em linhagens de plantas (Araújo e Santos, 2019; Cássia-Silva et al., 2020; Silva-Pereira et al., 2020). Inferimos que os clados representam um subconjunto tolerante à umidade do solo porque a proximidade com o canal do rio parece fornecer um ambiente favorável para algumas espécies de plantas. Provavelmente o ambiente atua na seleção para características de estresse hídrico, favorecendo algumas linhagens em particular.

Entretanto, esses achados devem ser interpretados com cautela porque o excesso de umidade no solo pode causar a morte em massa e extinção local das espécies menos tolerantes ao regime de inundação (ver Junk e Melo, 1990; Resende et al., 2019; Shöngart et al., 2021). Florestas inundadas impõem consideráveis desafios hidráulicos para as árvores, filtrando as linhagens não adaptadas e abrindo espaço para as espécies tolerantes

ao nicho abiótico colonizarem e irradiarem-se (González-Caro et al., 2014). Presumimos que efeitos adversos dirigidos por mudança e decaimento composicionais, assim como acentuada deriva filogenética, serão sentidos a longo prazo, resultando em prejuízos potencialmente irreversíveis ou duradouros (Benchimol e Peres, 2015; Matos et al., 2017).

As espécies encontradas em Babina provavelmente estão distribuídas em uma gama mais ampla de clados do que as registradas em Teles Pires e Tucuruí. Isso explica a sua vantagem em ses.MPD, tendo em vista que esse descritor filogenético mede o número médio de anos de história evolutiva (em milhões de anos) que separa os pares de espécies em uma comunidade (Faith, 1992; Webb et al., 2002). O menor grau de parentesco entre os táxons de Balbina pode estar associado a complexidade ambiental promovida por distúrbios aleatórios de menor escala, tais como vendavais e incêndios efêmeros que criam habitats heterogêneos, bem como a ausência de práticas voltadas à exploração madeireira (Benchimol e Peres, 2015; Jones et al., 2019; Santo-Silva et al., 2021). Em função disso, a perda de linhagens evolutivas de assembléias de árvores em Balbina aparentemente tem sido menos pronunciada do que nos outros reservatórios aqui estudados. Adicionalmente às condicionantes supramencionadas, a proteção do lago conferida pela Reserva Biológica do Uatumã auxilia a salvaguarda de 940.000 ha de vegetação nativa, constituindo a maior área protegida nesta categoria no Brasil (Benchimol e Peres, 2015).

4.3 Influência das variáveis ambientais sobre as métricas padronizadas

Nossos resultados apoiam a ideia de que o solo é um fator determinante da estrutura e diversidade filogenética de árvores amazônicas (Gastauer e Meira-Neto, 2017; Campos et al., 2021; Villa et al., 2023). Supomos que essa tendência de estrutura e diversidade filogenética promovidas majoritariamente por atributos de solo esteja particularmente relacionada a processos determinísticos (Webb et al., 2000). As métricas filogenéticas padronizadas se correlacionaram positiva e significativamente com a sazonalidade da temperatura (*bio04*) e teor carbono do solo (Carbon).

A adição de carbono ao solo normalmente ocorre em função da decomposição da matéria orgânica produzida pelas plantas que se acumula na superfície (Quesada et el., 2011). A concentração de carbono orgânico em nossos sítios variou entre 98 e 461 (g/kg), entretanto, registros consideravelmente inferiores (até 180 mg/g) foram feitos em outras

partes da Amazônia (Quesada et al., 2010 e 2011). O teor relativamente elevado de carbono nas áreas do presentes estudo parece refletir o acúmulo de matéria vegetal morta no solo. A necromassa vegetal é provavelmente incorporada ao solo na forma de carbono orgânico uma vez que o lago artificial criado pelo barramento do rio aprenda acelerar a decomposição das plantas (consultar Targhetta et al., 2015; Resende et al., 2019). Nossos resultados dão conta que os sítios representados por arquipélagos formados após o enchimento dos reservatórios apresentaram quantidades mais expressivas de carbono no solo, indicando que ilhas de vegetação exibem maior mortandade de árvores do que os habitats de floresta contínua.

Inesperadamente, constatamos influência positiva do carbono do solo sobre a ses.MPD, essa descoberta surpreende porque a maior parte do carbono incorporado ao solo provém justamente da morte das árvores. Entretanto, acreditamos que o carbono excedente depositado no solo promova benefícios transitórios em termos de fertilidade favorecendo espécies de áreas menos expostas à inundação. O ciclo do carbono na Floresta Amazônica está amplamente relacionado com práticas humanas no uso da terra (Nepstad et al., 1994) e, a respeito disso, as nossas áreas infelizmente acumulam até 2,5 vezes mais carbono no solo do que as outras regiões investigadas na Amazônia (ver Quesada et al., 2010 e 2011).

Aqui desvendamos os prováveis controladores da diversidade e estrutura filogenética de árvores amazônicas em áreas afetadas por empreendimentos hidrelétricos. De modo geral, demonstramos a participação de processos determinísticos e estocásticos sobre os padrões de montagem das comunidades. Provavelmente existe um conjunto de características que influenciam a capacidade das espécies persistirem após a perturbação. De modo geral, a estrutura filogenética das estratégias de história de vida dentro das comunidades de árvores amazônicas ajuda a fornecer uma estrutura preditiva para entender como esses sistemas complexos responderão às mudanças globais e à perturbação antrópica (Coelho-Souza et al., 2016). Possivelmente, o tempo de exposição de nossas comunidades ao distúrbio é ainda insuficiente para ter causado grandes alterações na estrutura e diversidade filogenética; entretanto, os impactos poderão ser gravemente percebidos no futuro/a longo prazo porque uma matriz hídrica pode impor alta limitação de dispersão para espécies arbóreas devido a interrupção na dispersão de sementes mediada por vertebrados (Santo-Silva et al., 2021).

5. Referências

APG IV. The Angiosperm Phylogeny Group. 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

Araújo FDC, Santos RM. 2019. Different degrees of water-related stress afect evolutionary diversity in a seasonally dry biome. Oecologia 189: 795–802. doi: 10.1007/s00442-019-04358-4

Benchimol M, Peres CA. 2015. Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. Journal of Ecology 103: 408–420. doi: 10.1111/1365-2745.12371

Boyle B, Hopkins N, Lu Z, Garay JAR *et al*. 2013. The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. BMC Bioinformatics 14: 1-15. doi: 10.1186/1471-2105-14-16

Buscardo E, Nardoto G, Luizão F, Piedade MTF et al. 2016. The Biogeochemistry of the Main Forest Vegetation Types in Amazonia. Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin, Chapter 11. Ecological Studies 227. doi: 10.1007/978-3-662-49902-3_11

Campos PV, Schaefer CEGR, Pontara V, Senra EO. 2021. Exploring the relationship between soil and plant evolutionary diversity in the Roraima table mountain OCBIL, Guayana Highlands. Biological Journal of the Linnean Society 133: 587–603. doi: 10.1093/biolinnean/blab013

Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, Amorim AM *et al*. 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. PNAS 114: 10695–10700. doi: 10.1073/pnas.1706756114

Cássia-Silva C, Cianciaruso MV, Dias PA, Freitas CG *et al*. 2020. Among cradles and museums: seasonally dry forest promotes lineage exchanges between rain forest and savanna. Plant Ecology & Diversity 13: 1–13. doi: 10.1080/17550874.2019.1709103

Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. Am. Nat. 163: 823–843. doi: 10.1086/386375

Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecology Letters 12: 693–715. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

Cianciaruso MV, Silva IA, Batalha MA. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. Biota Neotropica 9: 93-103. doi: 10.1590/S1676-06032009000300008

Costa FRC, Schietti J, Stark SC, Smith MN. 2022. The other side of tropical forest drought: do shallow water table regions of Amazonia act as large-scale hydrological refugia from drought? New Phytologist 237: 714–733. doi: 10.1111/nph.17914

Coelho-Souza F, Dexter KG, Phillips OL, Brienen RJW. 2016. Evolutionary heritage influences Amazon tree ecology. Proc. R. Soc. B 283: 20161587. doi: 10.1098/rspb.2016.1587

Cupertino-Eisenlohr MA, Simon MF. 2023. Evolutionary diversity gradients in neotropical tree assemblages: New insights from Non-Flooded Evergreen forests. Biotropica 55: 454–466. doi: 10.1111/btp.13199

Coutinho LM. 2016. Biomas brasileiros. São Paulo – Oficina de Textos (ed.)

Da Silva GCX, Medeiros de Abreu CH, Ward ND, Belúcio LP *et al*. 2020. Environmental Impacts of Dam Reservoir Filling in the East Amazon. Frontiers in Water 2: 1–18. doi: 10.3389/frwa.2020.00011

Dexter KG, Lavin M, Torke BM, Twyford AD *et al*. 2017. Dispersal assembly of rain forest tree communities across the Amazon basin. PNAS 114: 2645-2650. doi: 10.1073/pnas.1613655114

Ding Y, Zang R, Letcher SG, Liu S *et al*. 2012. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests.Oikos 121: 1263–1270. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19992.x

Dinno A. 2015. Nonparametric pairwise multiple comparisons in independent groups using Dunn's test. The Stata Journal 15: 292–30. doi: 10.1177/1536867X1501500117

Eiserhardt WL, Svenning J, Borchsenius F, Kristiansen T. 2013. Separating environmental and geographical determinants of phylogenetic community structure in Amazonian palms (Arecaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 171: 244–259. doi: 10.1111/j.1095-8339.2012.01276.x

Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biol. Conserv. 61: 1-10. doi: 10.1016/0006-3207(92)91201-3

Fearnside PM. 2015. Hidrelétricas na Amazônia: impactos ambientais e sociais na tomada de decisões sobre grandes obras. Manaus: Editora Inpa. 289p.

Fine PVA, Daly DC, Muñoz GV, Mesones I *et al*. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. Evolution 59: 1464-1478. doi: 10.1111/j.0014-3820.2005.tb01796.x

Fine PVA, Kembel SW. 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. Ecography 34: 552-565. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06548.x

Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available in: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Access in: 15 jan. 2023.

Gastauer M, Meira-Neto JA. 2017. Updated angiosperm family tree for analyzing phylogenetic diversity and community structure. Acta Botanica Brasilica 31: 191-198. doi: 10.1590/0102-33062016abb0306

Gerolamo CS, Costa FRC, Zuntini AR, Vicentini A *et al*. 2022. Hydro-Edaphic gradient and phylogenetic history explain the landscape distribution of a highly diverse clade of lianas in the Btazilian Amazon. Frontiers in Forests and Global Change 5: 809904. doi: 10.3389/ffgc.2022.809904

González-Caro S, Umaña MN, Álvarez E, Stevenson PR *et al*. 2014. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional scale environmental gradients in northwest South America. Journal of Plant Ecology 7: 145–153. doi:10.1093/jpe/rtt076

Guimarães AF, Souza CR, Rosa C, Santos JP et al. 2021. Small-scale environmental variations drive vegetation structure and diversity in Amazon riverine forests. Flora 283: 1-7. doi: 10.1016/j.flora.2021.151916

Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE. 2017. Habitat Suitability and Distribution Models. Cambridge University Press, Cambridge.

Honorio-Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, Chave J *et al*. 2015. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. Diversity and Distributions 21: 1295–1307. doi: 10.1111/ddi.12357

IBGE. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro - 2 (ed).

Jin Y, Qian H. 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. Ecography 42: 1353–1359. doi: 10.1111/ecog.04434

Jones IL, Peres CA, Benchimol M, Bunnefeld et al. 2019. Instability of insular tree communities in an Amazonian mega-dam is driven by impaired recruitment and altered species composition. J. Appl. Ecol. 56: 779–791. doi: 10.1111/1365-2664.13313

Junk WJ, Mello JASN. 1990. Impactos ecológicos das represas hidrelétricas na bacia Amazônica brasileira. Estudos avançados 4: 126-143. doi: 10.1590/S0103-40141990000100010

Kembel SW, Hubbell SP. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. Ecology 87: 86–99. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[86:TPSOAN]2.0.CO;2

Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK et al. 2010. Picante: Rtools for integrating phylogenies and ecology. Bioinformatics 26: 1463–1464. doi: 10.1093/bioinformatics/btq166

Martins WS, Carmo WC, Longo HJ, Rosa TC. 2013. SUNPLIN: Simulation with Uncertainty for Phylogenetic Investigations. BMC Bioinformatics 14: 324. doi: 10.1186/1471-2105-14-324

Matos FAR, Magnago LFS, Gastauer M, Carreiras JMB *et al*. 2017. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. Journal of Ecology 105: 265–276. doi: 10.1111/1365-2745.12661

Maza-Villalobos S, Ackerly DD, Oyama k, Martínez-Ramos M. 2020. Phylogenetic trajectories during secondary succession in a Neotropical dry forest: Assembly processes, ENSO effects and the role of legumes. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 43: 125513. doi: 10.1016/j.ppees.2020.125513

Miazaki AS, Gastauer M, Meira-Neto JAA. 2015. Environmental severity promotes phylogenetic clustering in campo rupestre vegetation. Acta Botanica Brasilica 29: 561-566. doi: 10.1590/0102-33062015abb0136

Moser P, Oliveira WL, Medeiros MB, Pinto JR *et al*. 2014. Tree Species Distribution along Environmental Gradients in an Area Affected by a Hydroelectric Dam in Southern Amazonia. Biotropica 46: 367-376. doi: 10.1111/btp.12111

Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, Skidmore AK et al. 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? Ecography 37: 191-203. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x

Nepstad DC, Carvalho CR, Davidson EA, Jipp PH. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. Nature 372: 666-669. doi: 10.1038/372666a0

Organization of American states (OAS). 2005. Amazon River Basin - Integrated and Sustainable Management of Transboundary Water Resources in the Amazon River Basin. Water Project Series, USA.

Oliveira WL. 2016. Estrutura, regras de montagem e dinâmica de florestas de terra firme, várzea e campinaranas: respostas ao gradiente ambiental e reservatório de uma hidrelétrica na Amazônia, bacia do alto Rio Madeira-RO. Tese de doutorado em Ecologia, Brasília-DF.

Oliveira WL, Medeiros MB, Moser P, Simon, MF. 2021. Mega-dams and extreme rainfall: Disentangling the drivers of extensive impacts of a large flooding event on Amazon Forests. PlosOne 16: 1-25. doi: 10.1371/journal. pone.0245991

Oliveira-Filho AT, Dexter KG, Pennington RT, Simon MF *et al*. 2021. On the floristic identity of Amazonian vegetation types. Biotropica 53: 767–777. doi: 10.1111/btp.12932

Perigolo NA, Medeiros MB, Simon MF. 2017. Vegetation types of the upper Madeira River in Rondônia, Brazil. Brittonia 69: 423-446. doi: 10.1007/s12228-017-9505-1

Pires JM, Prance GT. 1985. The Vegetation types of the Brazilian Amazon. Key environments: Amazonia (eds G.T. Prance and T.E. Lovejoy), pp. 109-145. Pergamon Press, Oxford.

Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, Patino S et al. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. Biogeosciences 7:1515–1541. doi: 10.5194/bg-7-1515-2010

Quesada CA, Lloyd J, Anderson LO, Fyllas NM et al. 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. Biogeosciences 8: 1415–1440. doi: 10.5194/bg-8-1415-2011

R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Fundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/

Resende AF, Schöngart J, Streher AS, Ferreira-Ferreira J *et al*. 2019. Massive tree mortality from flood pulse disturbances in Amazonian floodplain forests: The collateral effects of hydropower production. Science of the Total Environment 659: 587–598. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.12.208

Rocha-Filho JA. 2019. Estrutura e dinâmica de florestas: respostas dessas à formação do reservatório de uma hidrelétrica na Amazônia, bacia do rio Teles Pires. Dissertação de mestrado em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos, Alta Floresta-MT.

Rosa-Júnior WO, Bastos MNC, Amaral DD, Soares CC. 2015. Composição florística de remanescentes florestais na área de influência do reservatório da usina hidrelétrica (UHE) de Tucuruí, Pará, Brasil. Biota Amazônia 5: 10-17. doi: 10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v5n2p10-17

Santo-Silva EE, Benchimol M, Peres, CA. 2021. Phylogenetic homogenization of Amazonian tree assemblages in forest islands after 26 years of isolation. Appl Veg Sci. 24: e12601. doi: 10.1111/avsc.12601

Schöngart J, Wittmann F, Resende AF, Assahira C *et al*. 2021. The shadow of the Balbina dam: A synthesis of over 35 years of downstream impacts on floodplain forests in Central Amazonia. Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst. 31: 1117–1135. doi: 10.1002/aqc.3526

Silva-Pereira I, Meira-Neto JAA, Rezende VL, Eisenlohr PV. 2020. Biogeographic transitions as a source of high biological diversity: Phylogenetic lessons from a comprehensive ecotone of South America. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 44: 125528. doi: 10.1016/j.ppees.2020.125528

Smith SA, Brown JW. 2018. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. American Journal of Botany 105: 302–314. doi: 10.1002/ajb2.1019

Swenson NG. 2014. Functional and phylogenetic ecology in R. ISSN 2197-5736. doi: 10.1007/978-1-4614-9542-0

Targhetta N, Kesselmeier J, Wittmann F. 2015. Effects of the hydroedaphic gradient on tree species composition and aboveground wood biomass of oligotrophic forest ecosystems in the central Amazon basin. Folia Geobot 50: 185–205. doi: 10.1007/s12224-015-9225-9

Vandermeer JH. 1972. Niche Theory. Annu. Rev. Ecol. 3: 107-132.

Villa MV, Meira-Neto JA, Diniz ÉS *et al*. 2023. Soil factors rather than stand age drive tree phylogenetic diversity along Amazon Forest succession. Ecological Engineering 189: 106915. doi: 10.1016/j.ecoleng.2023.106915

Wang P, Dong S, Lassoie JP. 2014. The Large Dam Dilemma: An Exploration of the Impacts of Hydro Projects on People and the Environmental in China. 113p. doi: 10.1007/978-94-007-7630-2

Webb CO. 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. The American Naturalist 156: 145-155. doi: 10.1086/303378

Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and Community Ecology. Annu. Rev. Ecol. Syst. 33: 475–505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM. 2014. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. Nature 506: 89-92. doi: 10.1038/nature12872

Zappi DC, Sasaki D, Milliken W, Iva J et al. 2011. Plantas vasculares da região do Parque Estadual Cristalino, norte de Mato Grosso, Brasil. Acta Amazonica 4: 29-38. doi: /10.1590/S0044-59672011000100004

Zhong R, Wang P, Mao G, Chen A. 2021. Spatiotemporal variation of enhanced vegetation index in the Amazon Basin and its response to climate change. Physics and Chemistry of the Earth 123: 1-12. doi: 10.1016/j.pce.2021.103024

Material suplementar 1

Tabela 1 - Descrição das variáveis ambientais empregadas no presente estudo.

Sigla	**Descrição**	**Fonte**
BIO1	Annual Mean Temperature	https://www.worldclim.org/
BIO2	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max	https://www.worldclim.org/

	temp - min temp)	
BIO3	Isothermality (BIO2/BIO7) (×100)	https://www.worldclim.org/
BIO4	Temperature Seasonality (standard deviation ×100)	https://www.worldclim.org/
BIO5	Max Temperature of Warmest Month	https://www.worldclim.org/
BIO6	Min Temperature of Coldest Month	https://www.worldclim.org/
BIO7	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)	https://www.worldclim.org/
BIO8	Mean Temperature of Wettest Quarter	https://www.worldclim.org/
BIO9	Mean Temperature of Driest Quarter	https://www.worldclim.org/
BIO10	Mean Temperature of Warmest Quarter	https://www.worldclim.org/
BIO11	Mean Temperature of Coldest Quarter	https://www.worldclim.org/
BIO12	Annual Precipitation	https://www.worldclim.org/
BIO13	Precipitation of Wettest Month	https://www.worldclim.org/
BIO14	Precipitation of Driest Month	https://www.worldclim.org/
BIO15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)	https://www.worldclim.org/
BIO16	Precipitation of Wettest Quarter	https://www.worldclim.org/
BIO17	Precipitation of Driest Quarter	https://www.worldclim.org/
BIO18	Precipitation of Warmest Quarter	https://www.worldclim.org/
BIO19	Precipitation of Coldest Quarter	https://www.worldclim.org/
-	Water Vapor Press (Min)	https://www.worldclim.org/
-	Solar Radiation (Max, Mean e Min)	https://www.worldclim.org/
-	Wind Speed (Max, Mean e Min)	https://www.worldclim.org/
-	Cloud Cover (Max, Mean e Min)	http://www.earthenv.org/cloud
-	Annual PET	http://envirem.github.io/
-	PET Cold Quart	http://envirem.github.io/
-	PET Warm Quart	http://envirem.github.io/
-	PET Dri Quart	http://envirem.github.io/
-	PET Wet Quart	http://envirem.github.io/
-	PET Seas	http://envirem.github.io/
-	AET	https://cgiarcsi.community/data/global-high-resolution-

		soil-water-balance/
-	Aridity	https://cgiarcsi.community/2019/01/24/global-aridity-index-and-potential-evapotranspiration-climate-database-v2/
-	SWS (Max e Mean)	https://cgiarcsi.community/data/global-high-resolution-soil-water-balance/
-	CEC	https://soilgrids.org
-	Sand	https://soilgrids.org
-	Clay	https://soilgrids.org
-	CARBON	https://soilgrids.org
-	Silt	https://soilgrids.org
-	Bulk Density	https://soilgrids.org
-	Coarse	https://soilgrids.org
-	BDRLOG	https://soilgrids.org
-	BDRICM	https://soilgrids.org
-	Elevation	https://www.worldclim.org/
-	Slope	http://www.earthenv.org/
-	Aspect Eastness	http://www.earthenv.org/
-	Aspect Northness	http://www.earthenv.org/
-	Distância do curso hídrico	https://earth.google.com/