

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**Pequenas variações na fertilidade em solos oligotróficos melhor
explicam a estrutura e composição florística em Campinaranas
Florestadas na Amazônia Central**

PETERSON CAMPOS

**Manaus, Amazonas
Outubro, 2017**

PETERSON CAMPOS

Pequenas variações na fertilidade em solos oligotróficos melhor explicam a estrutura e composição florística em Campinaranas Florestadas na Amazônia Central

Orientador: Dr. Alberto Vicentini

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Botânica.

**Manaus, Amazonas
Outubro, 2017**



AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno: **PETERSON CAMPOS**
Curso: **BOTÂNICA**
Nível: **Mestrado**
Orientador: **ALBERTO VICENTINI(INPA)**

Título:

“Caracterização das campinaranas da região do Rio Cuieiras- uma abordagem ecológica e espacial”

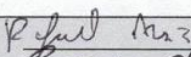
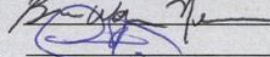
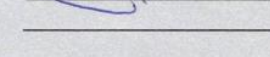
BANCA JULGADORA

TITULARES:

RAFAEL LEANDRO DE ASSIS (INPA)
BRUCE WALKER NELSON(UFAM)
CARLOS ALBERTO CID FERREIRA(INPÁ)

SUPLENTES:

FLÁVIA COSTA(INPA)
FLORIAN WITMANN (INPA)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
RAFAEL LEANDRO DE ASSIS	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
BRUCE WALKER NELSON	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
CARLOS ALBERTO CID FERREIRA	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
FLÁVIA COSTA	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	_____
FLORIAN WITMANN	<input type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	_____

Manaus(AM), 16 de Março de 2016.

OBS: _____



Dr. Michael John Gilbert Hopkins
Coordenador do Programa de
Pós Graduação em Botânica
PO. 258/2014-1/07



ATA DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO DE Mestrado DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos treze dias do mês de junho de 2017 às 09:00h, na sala de seminários da Biblioteca INPA-Campus I, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dr. Rafael Leandro de Assis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dr. Jochen Schongart, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Dr. Arildo Dias do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA/PDBFF), tendo como suplentes: Dra. Fernanda Cabral, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Dr. Jadson José Souza de Oliveira, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE Mestrado**, intitulada: **“Pequenas variações na fertilidade em solos oligotróficos melhor explicam a estrutura e composição florística em Campinaranas Florestadas na Amazônia Central”** discente: **Peterson Campos**, sob orientação: **Dr. Alberto Vicentini**. Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
RAFAEL LEANDRO DE ASSIS	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO () REPROVADO	<i>Rafael Assis</i>
JOCHEN SCHONGART	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO () REPROVADO	<i>Jochen Schongart</i>
ARILDO DIAS	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO () REPROVADO	
FERNANDA CABRAL	() APROVADO () REPROVADO	
JADSON JOSÉ DE S. DE OLIVEIRA	() APROVADO () REPROVADO	

Manaus (AM), 13 de junho de 2017.

OBS: _____

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Dr. Michael John Gilbert Hopkins
Coordenador do Programa de Pós Graduação em Botânica
PO. 258/ 2014 - DCBO/ INPA

C198 Campos , Peterson

Pequenas variações na fertilidade em solos oligotróficos melhor explicam a estrutura e composição florística em Campinaranas Florestadas na Amazônia Central /Peterson Campos. --- Manaus: [s.n.], 2017.
58 f.: il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2017.
Orientador: Alberto Vicentini
Área de concentração: Botânica

1. Campinarana. 2. Fertilidade do solo. 3. Nutrientes. I. Título.

CDD 581.7

Sinopse:

Estudou-se as relações entre as variáveis do solo e o nível do lençol freático e a variação da vegetação em termos de fisionomia, composição e estrutura das Campinaranas, situadas na região do paleocanal do rio Cuieiras, Manaus.

Palavras-chave: comunidade arbórea, vegetação, fertilidade, nutrientes, toxicidade.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço aos meus pais e minha irmã, por todo amor, carinho e apoio dedicados ao longo destes anos.

Ao meu orientador, Alberto Vicentini, por toda paciência, amizade, ajuda, ideias e conhecimento compartilhados, de grande importância para o meu caminhar e sem os quais este trabalho não seria possível.

Aos membros da banca por avaliarem e contribuírem pela melhoria do trabalho.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e à Coordenação de Pós-Graduação em Botânica pela oportunidade de poder trabalhar na Amazônia. A Capes, pela bolsa concedida durante estes dois anos. A Fapeam, pelo financiamento quase que integral deste trabalho. Aos ajudantes de campo Cunha e Antônio, que sem eles não teria realizado o trabalho. Às secretárias Neidi, Jéssica e Léia pela dedicação e disposição em nos ajudar sempre que fosse preciso. As técnicas do Laboratório Temático de Solos e Plantas (LTSP) do INPA.

Aos amigos de laboratório Magno Vasquez Pilco, Ricardo Braga Neto, Ricardo Perdiz, Mário Terra, Ana Andrade, Carlos Villacorta Gonzales, Laura Rivera-Parada, Rangel Batista Carvalho, Alysson Barbosa, Flavio Costa, Tatiana Carvalho, pelos momentos de conversas, risadas, cafés, sugestões e discussões.

A todos do PPG Botânica, por compartilhar toda esta fase, creio que as experiências que passamos juntos serão importantíssimas tanto para nossa vida profissional quanto pessoal. Em especial ao Maria Julia Ferreira, Priscila Carlos Pacheco, Rangel Batista Carvalho, Izailene Saar, Paulo Ricardo Piovesan, Manuella Serejo, Magno e Laura, pelos bons momentos de vividos. Serão para a vida toda!

A minha família manauara, Layon Demarchi, Paula Guarido, Erik Choueri, e agora também a Gabriel Borba e Tayane Carvalho, agradeço por todo o tempo que passei com vocês, foram divertidíssimos, e espero levá-los para sempre em minha vida.

Aos amigos antigos e todos os outros feitos em Manaus.

A todos os moradores das comunidades Novo Amanhecer e Vila Nova, em especial ao Sr. Calisto, Carlos, Dicson, Branco, Paulo, Preto, Nazareno, D. Te, D. Rai, Daniel e sua família, posso dizer que aprendi muito, a vontade de viver e toda a sabedoria e história que vocês

possuem me cativaram, minhas experiências em campo foram maravilhosas e me permitiram vivenciar um pouquinho do que esta grande Amazônia tem para mostrar.

Por fim gostaria de agradecer a todos que contribuíram para a realização deste trabalho. Todos foram importantes para o crescimento e aprendizado adquiridos nessa caminhada.

RESUMO

Na Amazônia Central ocorre um tipo vegetacional com distribuição insular associada a solos arenosos pobres em nutrientes e, frequentemente, sujeitos a inundação periódica: as Campinaranas. As Campinaranas amazônicas apresentam um conjunto de características únicas, como a dominância de poucas espécies, alto grau de endemismo e baixa riqueza de espécies que as diferenciam de outras formações florestais amazônicas. Para inferir os fatores que determinam esta variação fitofisionômica, investigamos a magnitude dos efeitos da fertilidade, toxicidade por alumínio, capacidade de retenção de água e profundidade do lençol freático nas Campinaranas do paleocanal do rio Cuieiras, Manaus. Foram inventariados todos os indivíduos com DAP \geq 2.5 cm, distribuídos em 31 parcelas de 0.2 ha. Foi estimada a altura de todos os indivíduos e calculadas a área basal e a densidade para todas as parcelas. Foram registrados 6137 indivíduos nas parcelas de Campinarana amostradas. A profundidade do lençol freático variou entre 0 e 153 cm com média de 85.6 cm. A variação florística e estrutural foram fortemente determinadas pela fertilidade e toxicidade de alumínio dos solos arenosos. A densidade de indivíduos também foi relacionada com a capacidade de retenção de água do solo. A altura não foi explicada por nenhum dos fatores estudado. O lençol freático não foi apontado com fator influente para as Campinaranas do paleocanal. A diversidade e a riqueza foram negativamente relacionadas com a fertilidade do solo. As áreas mais férteis tiveram maior densidade e maiores áreas basais. Os resultados sugerem que pequenas variações nas características dos solos fortemente arenosos, particularmente na fertilidade e toxicidade, podem mudar a composição e a estrutura da vegetação de Campinaranas. Portanto, a restrição nutricional condiciona o estabelecimento de fisionomias com menos espécies e diversidade.

Palavras chave: Campinarana, riqueza, diversidade, solos oligotrófico, fertilidade, toxicidade, nutrientes.

ABSTRACT

Campinaranas are forests on oligotrophic white-sand soils in the Amazon, which are also frequently associated with flooding. These forests are characterized by high-dominance of few species, high endemism and much lower species richness than other Amazonian forests. Structural and floristic variation within Campinaranas at local scales vary greatly and edaphic factors, mainly fertility and flooding level variation, have been reported to affect the vegetation. Here we investigate the effects of edaphic variation on forest structure, diversity and composition of such forests at a site near Manaus, comparing the magnitude of the effects of soil fertility, soil toxicity, soil water retention capacity and variation in the level of the water table and flooding. We surveyed all trees with DBH \geq 2.5 cm in 31 plots of 0.2ha. We found 6137 trees in these plots. Mean water table depth in the sampled plots varied from 30.5 to 144cm. Floristic composition, species richness, diversity were strongly affected by soil fertility and soil toxicity (Aluminium). Soil water retention capacity better explained variation in tree density among plots, but edaphic factors had no effect on forest height. Variation in the level of the water table and flooding had minor effects on vegetation structure and composition. Species diversity and richness were negatively correlated with soil fertility and the more fertile area had greater tree density and basal area. Results indicate that structural and floristic variation within white-sand Campinaranas are greatly influenced by minor variations in soil fertility and toxicity of oligotrophic soils.

Keywords: Campinarana, species richness, oligotrophic soils, soil fertility, white-sand

Sumário	
Resumo	8
Abstract	8
Lista de Figuras	10
Lista de Tabelas	11
INTRODUÇÃO GERAL	12
OBJETIVO GERAL	15
CAPÍTULO 1	16
RESUMO	17
INTRODUÇÃO	18
MATERIAL E MÉTODOS	20
ÁREA DE ESTUDO	20
DELINEAMENTO EXPERIMENTAL	21
COLETA DO MATERIAL BOTÂNICO	22
VARIÁVEIS DO SOLO E NÍVEL DO LENÇOL FREÁTICO	22
ANÁLISE DE DADOS	25
RESULTADOS	27
COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO	27
EFEITO DAS VARIÁVEIS DO SOLO E DO LENÇOL FREÁTICO SOBRE A VEGETAÇÃO	28
EFEITO DAS VARIÁVEIS DO SOLO E DO LENÇOL FREÁTICO SOBRE A DIVERSIDADE, RIQUEZA E ESTRUTURA.	36
DISCUSSÃO	37
CONCLUSÕES	42
REFERÊNCIAS	43
APÊNCIDES	50

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: (A) Localização das Campinaranas na Bacia Amazônica (modificado de Adeney *et al.*, 2016); (B) Limite do paleocanal do rio Cuieiras, mostrado em destaque a localização da área de estudo; (C) Localização das parcelas utilizadas para este estudo. 21
- Figura 2: Desenho esquemático da parcela “espinha de peixe” (adaptadas de Baraloto *et al.*, 2011) utilizada para o levantamento da comunidade de espécies arbóreas nas Campinaranas estudadas. Nas áreas em branco foram inventariadas os indivíduos acima de 2.5 cm de DAP. Nas áreas em cinza, os indivíduos com DAP maior ou igual a 20 cm. 22
- Figura 3: Variação na profundidade do lençol freático (em cm) em relação à superfície do solo nas 31 parcelas de Campinarana para o período de 03/2016 a 02/2017. 25
- Figura 4: Variação da altura e da área basal por parcela 28
- Figura 5: Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis do solo, profundidade do lençol freático das parcelas. A orientação das setas indica à direção do efeito e o comprimento a força da correlação. 29
- Figura 6: Distribuição das espécies com associação significativamente não aleatória em relação aos gradientes edáficos de toxicidade (A), representado pelo alumínio, e de fertilidade (B), representado pelo soma de bases. 33
- Figura 7: Resultados parciais para os efeitos de toxicidade e fertilidade do solo sobre a Riqueza (A, B) e Diversidade (C, D). Essas são variáveis edáficas com maior poder explicativo segundo a seleção de modelo realizada. 34
- Figura 8: Resultados parciais para os efeitos de toxicidade, fertilidade e CRA do solo sobre a Área Basal (A, B) e Densidade (C, D). Essas são variáveis edáficas com maior poder explicativo segundo a seleção de modelo realizada. 35

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Variáveis do lençol freático e 18 variáveis do solo medidas em 31 parcelas de Campinaranas.....	24
Tabela 2: Correlação das 18 variáveis do solo e profundidade do lençol freático (LF) com os dois primeiros eixos gerados a partir da Análise dos Componentes Principais.* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$	30
Tabela 3: Modelos edáficos selecionados como os mais prováveis fatores explicativos da variação na composição, riqueza, diversidade e estrutura da vegetação de Campinarana estudada. Resultados parciais dos testes de seleção de modelos para a composição florística, riqueza, diversidade, altura, área basal e densidade de indivíduos envolvendo a taxa de fertilidade do solo (SB), profundidade do lençol freático (LF), toxicidade (AL) e a capacidade de retenção de água do solo (CRA). Essa tabela inclui apenas os modelos selecionados ($dAICc < 2$). Para a tabela completa ver Apêndice B.	31
Tabela 4: Comparação das variáveis edáficas, profundidade do lençol freático, soma de bases e argila dos solos de Campinaranas no paleocanal do rio Cuieiras, da RDS do Uatumã (Targhetta <i>et al.</i> , 2015) e do PARNA Viruá (Damasco <i>et al.</i> , 2013).....	38

INTRODUÇÃO GERAL

A bacia amazônica ocupa cerca de 50% da superfície da América do Sul e abriga a maior área de floresta tropical do mundo. Na Amazônia as Florestas Tropicais Ombrófilas Densas são predominantes (Prance e Daly, 1989; Veloso *et al.*, 2012). Entretanto, a presença de outros tipos florestais faz com que a região seja um mosaico com diferentes paisagens (Pitman *et al.*, 2001; Coronado *et al.*, 2009; Junk *et al.*, 2011). Essa diversidade de paisagens está relacionada a fatores edáficos, biológicos, microclimáticos e interferências antrópicas que ocorrem em diferentes escalas (Ab'saber, 2002; IBGE, 2012).

Entre estes tipos florestais estão as Campinaranas, formações que ocorrem predominantemente em formas de ilhas, ocorrendo às vezes linearmente ao longo de rios e em paleocanais (Oliveira *et al.*, 2001; Rossetti, 2012), resultante da gênese e distribuição fragmentada dos solos arenosos (Janzen, 1974; Steyermark, 1986; Prance, 1996; Vicentini, 2004). A predominância de Campinaranas ocorre na bacia do rio Negro (Adeney *et al.*, 2016) e está associada às rochas areníticas do Escudo das Guianas e Venezuela (Steyermark, 1986). Acredita-se que estes solos sejam oriundos da pedogênese de substratos rochosos (Janzen, 1974), ou de depósitos sedimentares em paleocanais (Oliveira *et al.*, 2001; Rossetti, 2012), e também de eventos locais de degradação da argila *in situ* (Lucas e Chauvel, 1992; Horbe *et al.*, 2004). Todas estas situações facilitam o oligotrofismo, que é a deficiência extrema de nutrientes em solos compostos basicamente de quartzo e matéria orgânica com baixos teores de argila, nitrogênio e fósforo, podendo ser altamente ácidos e possuírem níveis tóxicos de alumínio, onde ocorre uma flora especializada, possuindo uma similaridade com a flora de igapó (Prance, 1996; Kubitzki, 1987; Mendonça, 2011; Quesada *et al.*, 2010; Damasco *et al.*, 2013; Targhetta *et al.*, 2015).

As Campinaranas representam aproximadamente 5% de toda a bacia Amazônica e, apesar de abrigarem uma biota pobre, possuem altas taxas de endemismo e uma vegetação com grande variação estrutural (Vicentini, 2004; Costa, 2012; Adeney *et al.*, 2016; Guevara *et al.*, 2016). São caracterizadas por uma fisionomia escleromórfica e composição florística única, desde ambientes totalmente abertos com predominância de gramíneas, a áreas florestadas com árvores de vários metros de altura (Anderson, 1981; Vicentini, 2004; Luizão *et al.*, 2007; Ferreira, 2009; Mendonça, 2011).

A saturação e inundação prolongadas do solo, muitas vezes uma consequência da drenagem impedida devido à podzolização do solo, tem sido apontada como importante fator da variação estrutural das florestas de Campinaranas, em escalas locais (Pires e Prance, 1985; Tiessen *et al.*, 1994; Sobrado, 2009; Adeney *et al.*, 2016). Entretanto, estudos recentes demonstraram baixa ou nenhuma influência da saturação hídrica sobre a composição florística das Campinaranas, sendo a concentração de nutrientes no solo apontada como a principal causa das diferenças na composição de espécies neste tipo de vegetação (Ferreira, 1997; Damasco *et al.*, 2013; Targhetta, 2012; Guevara *et al.*, 2016).

Diferentes grupos de plantas adaptaram-se a estes solos ao longo de gradientes de inundação, havendo táxons de plantas que ocorrem em florestas de igapó e nas Campinaranas da bacia do rio Negro (Kubitzki, 1987; Fine e Baraloto, 2016). Esta alta similaridade florística entre as duas fitofisionomias se dá principalmente no nível de gênero ou de espécies filogeneticamente relacionadas (Vicentini, 2004; Damasco *et al.*, 2013; Fine e Baraloto, 2016). Isto sugere que a variação no nível de inundação pode ser um fator determinante para o processo de especiação e/ou manutenção (coexistência) de diversidade nesse sistema. No entanto, ainda pouco se sabe sobre como as espécies de plantas estão distribuídas ao longo destes gradientes de inundação em termos de dados quantitativos (Damasco *et al.*, 2013) e, existem poucos estudos investigando a relação entre filogenia e preferências ecológicas (Vicentini, 2016).

A distribuição fragmentada das Campinaranas na Amazônia Central e suas características ambientais, como solos oligotróficos e inundação periódica, dificultam o estabelecimento e o crescimento de muitas plantas e isso influencia consideravelmente a distribuição e diversificação das espécies nesses ambientes (Huber, 1988; García-Villacorta *et al.*, 2016; Guevara *et al.*, 2016). Tal especialização por habitat é um padrão comum a diversos grupos de plantas tropicais (Palmiotto, 2004; Fine *et al.*, 2005; Eiserhardt *et al.*, 2013; Fine e Baraloto, 2016). Muitos táxons encontrados em Campinaranas representam linhagens que desenvolveram adaptações a colonização e a diversificação nesses ambientes e ao longo dos gradientes ambiental e espacial (Huber, 1988; Fine e Baraloto, 2016).

Há muita diferença entre as formações florestais sobre areia branca e classificá-las é difícil, pois fazem parte de um contínuo em que os limites não estão claros (Oliveira *et al.*, 2001). Está descrito que algumas fisionomias de Campinarana, por situarem-se em áreas alagáveis como os igapós, apresentam uma estreita relação florística com estas florestas (Oliveira

et al., 2001; Damasco *et al.*, 2013). Neste contexto, este estudo procurou aprofundar o entendimento do efeito da saturação hídrica e outros fatores edáficos na variação em estrutura e composição florística de Campinaranas localizadas no paleocanal do rio Cuieiras, Manaus, Amazonas.

OBJETIVO GERAL

Esclarecer as relações entre as variáveis do solo e o nível do lençol freático e a variação da vegetação em termos de fisionomia, composição e estrutura das Campinaranas.

Peterson CAMPOS¹, Alberto VICENTINI². 2017. Pequenas variações na fertilidade em solos oligotróficos melhor explicam a estrutura e composição florística em Campinaranas Florestadas na Amazônia Central

1. Aluno do Programa de Pós-graduação em Botânica, INPA, AM. E-mail: campos.p2@gmail.com

2. Pesquisador INPA, AM. E-mail: vicentini.beto@gmail.com

RESUMO

As Campinaranas são um tipo de vegetação insular que ocorre sobre solos arenosos e com uma ampla variação ecológica. Estes ambientes são caracterizados por apresentarem solos predominantemente arenosos, oligotróficos e inundação periódica, que dificultam o estabelecimento e o crescimento de muitas plantas e isso influencia consideravelmente a distribuição e diversificação das espécies nesses ambientes. No entanto, há pouca comparação dos fatores abióticos juntos ou da influência relativa e interação desses fatores para as áreas de solo arenoso. O efeito da fertilidade, toxicidade por alumínio, capacidade de retenção de água e profundidade do lençol freático do solo na composição florística e estrutura da vegetação foram testados através de seleção de modelos. Os resultados indicaram que a composição, riqueza e diversidade tem forte influência da variação na fertilidade e toxicidade de alumínio do solo. Esses fatores edáficos também melhor explicaram a variação em estrutura, mas o efeito foi menor. A variação na saturação hídrica do solo não fez parte dos modelos selecionados, mas teve sempre efeito maior que o modelo constante. Desta forma, os resultados sugerem que pequenas variações nas características dos solos causam diferenças na composição, riqueza, diversidade e estrutura da vegetação das Campinaranas no paleocanal do rio Cuieiras.

Palavras chave: Campinarana, riqueza, diversidade, solos oligotrófico, fertilidade, toxicidade, densidade, lençol freático.

ABSTRACT

Campinaranas are island-like forests on white-sand soils in the Amazon that present great physiognomic and structural variation. These white-sand habitats have extremely nutrient-poor soils, with low water retention capacity and which are also frequently flooded, conditions that limit the establishment and growth of many plant species, affecting their distributions. However, the magnitude of the effects of these edaphic factors on the structural and floristic variation within Campinaranas are still poorly understood. Here we contrast different soil models including fertility, toxicity, water retention capacity and variation in the water table level, to better understand the effects of these factors on floristic composition, forest structure and species diversity. Results indicated that floristic composition, species richness and diversity, all are strongly influenced by minor variations in soil fertility and toxicity. These edaphic factors also better explain variation in forest structure, but the weight of the effect was low. Models including variation in the level of the water table during the rainy season were not among the selected models, but all models including this factor were better than a constant model. Therefore, results indicate that minor variations in soil mineral properties are better predictors of plant species distributions and forest structural variation within the white-sands Campinaranas.

Keywords: Campinarana, species richness, oligotrophic soils, soil fertility, white-sand

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais abrigam um grande número de espécies arbóreas e a compreensão dos processos que conduzem à origem e à manutenção desta diversidade é um dos objetivos dos estudos relacionados à biologia tropical (Brokaw e Busing, 2000; Chave *et al.*, 2004). Os ecólogos precisam entender como centenas de espécies de árvores que requerem o mesmo conjunto de recursos de maneiras semelhantes podem coexistir (Oliveira e Mori, 1999; Valencia *et al.*, 1994).

A especialização do habitat em condições ambientais é uma das hipóteses melhor descritas e documentadas dentre as propostas para explicar a diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais (Ashton, 1969; Brown *et al.*, 2013). As espécies arbóreas mostram associações espaciais com o solo e com as condições topográficas, às vezes em escalas de apenas alguns metros (Harms *et al.*, 2001; Valencia *et al.*, 2004; Fine e Baraloto 2016). Estes padrões de associação ao habitat têm sido tradicionalmente ligados à diferenciação de nicho (Ashton, 1969, Pacala e Tilman, 1994; Silvertown, 2004). Entretanto, processos diferentes baseados em nichos podem resultar em associação de habitat, como a competição e a filtragem de habitat, um processo pelo qual as ocorrências de espécies são determinadas pela sua capacidade em se estabelecer, crescer e se reproduzir em condições abióticas particulares (Keddy, 1992; Oliveira *et al.*, 2014).

Na região tropical úmida da América do Sul é encontrado um tipo de vegetação insular que ocorre sobre solos arenosos pobres em nutrientes e com uma ampla variação ecológica, denominado Campinaranas. Caracterizam-se por apresentar fisionomia de campos abertos dominadas por herbáceas a florestas altas de composição florística única (Anderson, 1981; Janzen 1974; Prance, 1996; Vicentini, 2004). As variações nos tipos de solos, no tempo de inundação, na profundidade do lençol freático e na disponibilidade de nutrientes são entendidas como os fatores que mais influenciam a composição florística e a estrutura da vegetação das formações de Campinaranas, favorecendo ou limitando a dominância de espécies, bem como o porte e a densidade dos indivíduos (Janzen, 1974; Anderson, 1981; Prance, 1996; Vicentini, 2004). Neste sentido, a habilidade dos indivíduos em tolerar a inundação e sua adaptação às características do ambiente são fatores importantes para a manutenção das espécies nestes ecossistemas (Prance, 1996; Fine e Baraloto, 2016; Guevara *et al.*, 2016).

Como consequência de diferentes condições ambientais, as espécies arbóreas tornaram-se especializadas em seu habitat e, portanto, podem sofrer uma desvantagem quando se estabelecem em habitats não típicos (Fine e Baraloto, 2016; García-Villacorta *et al.*, 2016). Diversas hipóteses foram postuladas para inferir a magnitude dos efeitos dos fatores ambientais, edáficos ou hídricos sobre a variação em estrutura, diversidade e florística das Campinaranas em diferentes escalas espaciais (Coomes e Grubb, 1996; Prance, 1996; Coomes, 1997; Vicentini, 2004; Costa, 2012). Diferentes grupos de plantas adaptaram-se a estes solos ao longo de gradientes de inundação, basta observar a distribuição de muitos táxons de plantas que ocorrem simultaneamente em florestas de igapó e Campinaranas (Kubitzki, 1987; Targhetta *et al.*, 2015). Nessa região, a similaridade florística entre elas é acentuada, pois esses tipos de vegetação sofrem inundação anualmente e ambos são sistemas oligotróficos (Targhetta *et al.*, 2015). Existem evidências de que o mosaico de Campinaranas está fortemente associado a gradientes de hidromorfismo (Ferreira, 1997; Schaefer *et al.*, 2008). Assim, conforme aumenta o nível de encharcamento dos solos, as Campinaranas florestadas seriam substituídas por fitofisionomias arbustivas, passando pelas gramíneo-lenhosas até as estritamente herbáceas. Como resultado, este gradiente de vegetação estaria condicionada por solos praticamente idênticos e as variações na profundidade do lençol freático ou nível de inundação determinariam a variação florística e o padrão estrutural das Campinaranas inundáveis (Prance, 1996; Ferreira, 1997; Vicentini, 2004).

Recentemente, tem sido demonstrado que o gradiente característico da estrutura da comunidade de plantas é provavelmente impulsionado por gradientes nas características do solo, que podem variar com a topografia, incluindo fertilidade, textura e teor de matéria orgânica (Tiessen *et al.*, 1994; Damasco *et al.*, 2013; Mendonça *et al.*, 2014). Os solos arenosos são extremamente pobres em nutrientes e altamente ácidos, mas o conteúdo de areia e outras propriedades variam em escalas macro e micro e provavelmente têm um forte efeito sobre a estrutura da vegetação, sendo que em muitos lugares, esses fatores também covariam (Adeney *et al.*, 2016). Estudos recentes afirmam que a fertilidade do solo tem um efeito maior que a saturação hídrica sobre a composição florística das Campinaranas mesmo quando outros fatores, como inundações, são levados em consideração (Targhetta, 2012; Damasco *et al.*, 2013; Demarchi, 2014).

No entanto, há pouca comparação dos fatores abióticos juntos ou da influência relativa e interação desses fatores para as áreas de solo arenosos. Desta forma, este estudo teve como

objetivo esclarecer as relações entre as variáveis do solo e o nível do lençol freático e a variação da vegetação em termos de fisionomia, composição e estrutura das Campinaranas.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na região do igarapé do Tarumã-Mirim, na bacia do rio Negro, situado no município de Manaus (Figura 1). O período chuvoso nesta região vai de janeiro a abril, sendo março e abril os meses com mais chuvas, com médias de 295 e 289mm, respectivamente. Já o período seco vai de junho a setembro, sendo o pico da estação seca o mês de agosto, com média de 63mm. Entretanto, existe grande variação sazonal dentro de cada mês no regime de precipitação. Nos meses mais chuvosos, a precipitação pode ser inferior a 100mm ou passar de 600mm e, nos meses mais secos, pode não chover ou chover em torno de 200mm (Miranda, 2002).

A geologia dessa região compreende principalmente a Formação Alter-do-Chão e suas divisões (Formação Novo Remanso; Rozo, 2005), que são representadas por uma grande variedade de rochas de arenitos e argilitos (Chauvel, 1982; Carneiro, 2004). Os principais rios que integram as bacias da região têm amplas planícies aluviais, chegando a atingir algumas centenas de metros de largura e extensão (Chauvel, 1982). Atualmente, o igarapé do Tarumã-Mirim se localiza em um paleocanal do rio Cuieiras que sofreu uma ‘captura’ para o rio Negro por eventos neotectônicos e seu antigo curso é ocupado atualmente por grandes áreas de solos arenosos com floresta de Campinarana Florestada e Arborizadas (Rossetti, 2012; Figura 1), vegetação que também ocorre ao longo dos pequenos igarapés encaixados no relevo erodido dos platôs argilosos da Formação Alter do Chão.

Essa região faz parte de um mosaico de unidades de conservação, com destaque para a Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) do Tupé, Parque Estadual (PE) do rio Negro e Área de Proteção Ambiental (APA) do rio Negro Setor Tarumã-Açu e Tarumã-Mirim. O paleocanal do rio Cuieiras está localizado nos limites entre o PE e a APA, sendo que nesta última, está instalado o Projeto de Assentamento Tarumã-Mirim, o que gera uma grande pressão antrópica sobre as áreas de Campinaranas do local, devido à prática da agropecuária, à produção de carvão vegetal e à produção de lenha (Pinto, 2005).

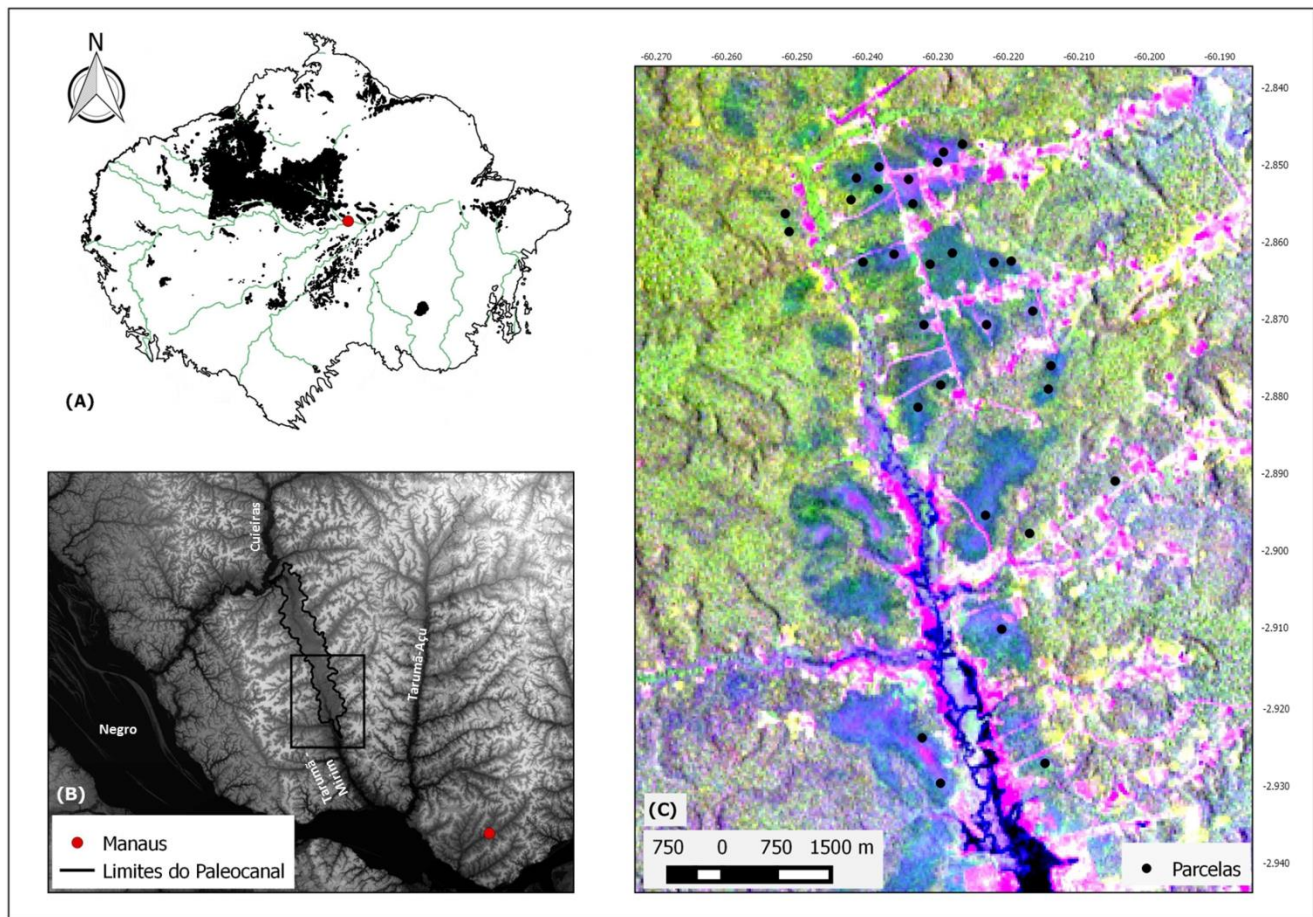


Figura 1: (A) Localização das Campinaranas na Bacia Amazônica (modificado de Adeney *et al.*, 2016); (B) Limite do paleocanal do rio Cuieiras, mostrado em destaque a localização da área de estudo; (C) Localização das parcelas utilizadas para este estudo.

DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Foram instaladas 31 parcelas compostas de 4 subparcelas de 10 x 50m dispostas numa "espinha de peixe" de 150m de comprimento e 100m de largura (adaptado de Baraloto *et al.*, 2011; Figura 2), totalizando 6.2 ha. As parcelas foram alocadas em um mesmo nível altimétrico, para que as condições ambientais dentro das parcelas fossem homogêneas, permitindo um maior controle dos fatores atuantes em cada unidade amostral.

Na região central de cada subparcela, correspondendo a uma área de 2 x 50m, foram amostrados todos os indivíduos lenhosos vivos com DAP (diâmetro à altura de 1.30m em relação ao solo) ≥ 2.5 cm. Já no restante da subparcela foram amostrados apenas os indivíduos com DAP ≥ 20 cm, conforme proposto por Baraloto *et al.*, 2011.

A estrutura da vegetação nas parcelas inventariadas variou desde formações arborizadas a formações florestais.

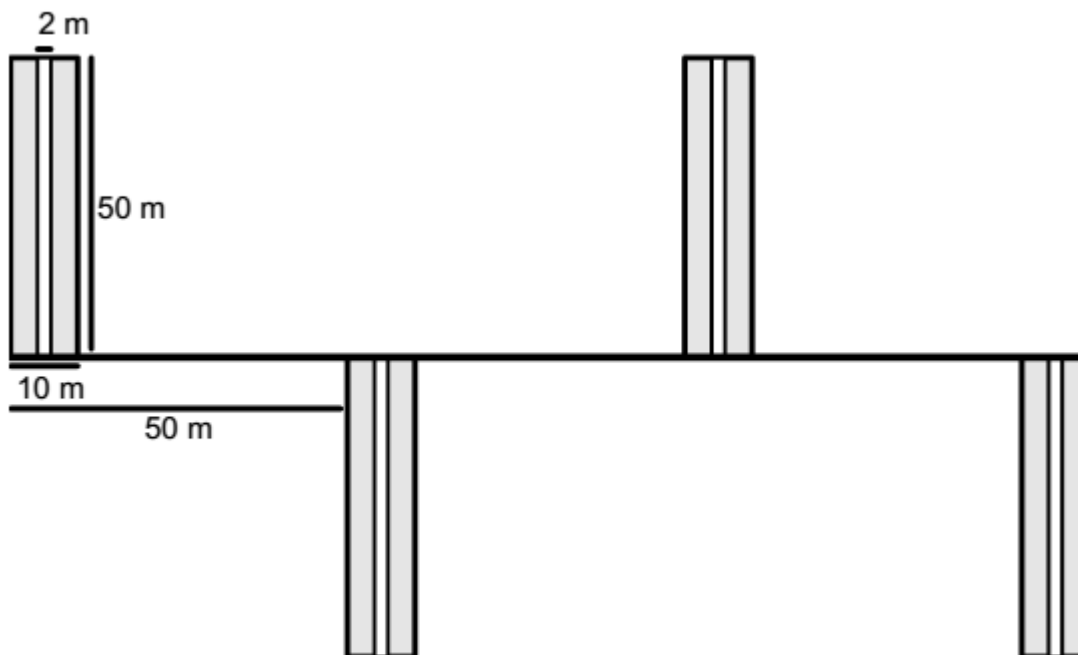


Figura 2: Desenho esquemático da parcela “espinha de peixe” (adaptadas de Baraloto *et al.*, 2011) utilizada para o levantamento da comunidade de espécies arbóreas nas Campinaranas estudadas. Nas áreas em branco foram inventariados os indivíduos acima de 2.5cm de DAP. Nas áreas em cinza, os indivíduos com DAP maior ou igual a 20cm.

COLETA DO MATERIAL BOTÂNICO

As coletas foram realizadas no período de abril a dezembro de 2016. Foram coletadas amostras de pelo menos um indivíduo de cada espécie por parcela. Amostras que foram coletadas com material reprodutivo foram depositadas no herbário INPA e aquelas coletadas apenas estéreis foram depositadas no herbário do Instituto Federal do Amazonas (IFAM). A identificação dos morfotipos foi feita por comparação com exsicatas do herbário INPA e por consulta a especialistas e parataxonômos.

VARIÁVEIS DO SOLO E NÍVEL DO LENÇOL FREÁTICO

Em cada parcela, quatro amostras de solo foram coletadas na linha central da parcela em intervalos de 50m numa profundidade máxima de 15cm. Estas foram homogeneizadas para

formar uma amostra composta para cada parcela. As análises foram realizadas no Laboratório Temático de Solos e Plantas (LTSP) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

Dezessete variáveis edáficas foram analisadas (Tabela 1): porcentagem de argila, silte e areia (total, grossa e fina). Para o pH, a concentração efetiva de íons H^+ foi determinada por meio de eletrodo combinado, diretamente imerso na solução de solo diluído em água na proporção de 1:2.5ml. Cálcio, Magnésio e Alumínio trocável foram extraídos através de KCl 1N. O Al^{3+} trocável foi titulado numa fração do extrato com NaOH 0,025 N, na presença de azul de bromotimol como indicador. Em outra fração do extrato, o Ca^{2+} e Mg^{2+} foram determinados por Espectrofotometria de Absorção Atômica – EAA. Fósforo, potássio e micronutrientes do solo (ferro, zinco, manganês e cobre) foram extraídos com solução de duplo-ácido, constituída por uma mistura de HCl 0,05 M + H_2SO_4 0,0125 M. O K, Fe, Zn e Mn foram determinados por Espectrofotometria de Absorção Atômica – EAA. O fósforo disponível foi determinado por colorimetria no Espectrofotômetro usando molibdato de amônio e ácido ascórbico a 3%. Posteriormente foram calculados os índices de soma de bases (SB) através da soma dos valores de K, Mg e Ca encontrados e o de capacidade de retenção de água do solo (CRA) que consiste na redução em um eixo da análise de ordenação NMDS dos valores de matéria orgânica, porcentagem de areia, argila e silte do solo.

As profundidades do lençol freático foram registradas uma vez por mês por meio de piezômetros manuais. Em cada parcela foi instalado um piezômetro, a partir do qual foi medido o nível da água em relação à superfície do solo no período de março de 2016 a fevereiro de 2017 (Figura 3). Em função da dificuldade de perfuração do solo em algumas áreas, nem todos os piezômetros instalados obtiveram a mesma profundidade. A profundidade do lençol freático foi obtida subtraindo-se a altura da coluna d'água registrada da profundidade do piezômetro no solo, medida na ocasião de sua instalação. Utilizamos como variável o eixo de uma ordenação NMDS de $k=1$, com a redução da profundidade do lençol freático (cm) durante o período de medição.

Tabela 1: Variáveis do lençol freático e 18 variáveis do solo medidas em 31 parcelas de Campinaranas

Variáveis	Mínimo	Máximo	Média
Lençol freático			
Profundidade (cm)	0	153	85.6
Granulometria			
Argila (%)	0.50	5.42	2.96
Silte (%)	0.86	11.74	12.6
Areia Total (%)	87.46	93.36	90.41
Areia Grossa (%)	57.85	72.02	65.02
Areia Fina (%)	9.43	30.72	20.07
Acidez			
pH	4.07	5.1	4.58
Macronutrientes			
P (mg/kg)	0.053	2.385	1.219
K (mg/kg)	7.7	35	21.35
Ca (mg/kg))	1.8	10.1	5.95
Mg (mg/kg)	1.9	13	7.45
SB (mg/kg)	11.4	51.5	31.45
Micronutrientes			
Fe (mg/kg)	1.7	52.6	27.15
Zn (mg/kg)	0.1	1	0.55
Mn (mg/kg)	0.6	2.2	1.4
Alumínio trocável			
Al (cmolc/kg)	0.08	0.8	0.44
C (g/kg)	5.06	38.08	21.57
N (g/kg)	0.17	1.42	0.79
MO (g/kg)	8.69	65.50	37.095

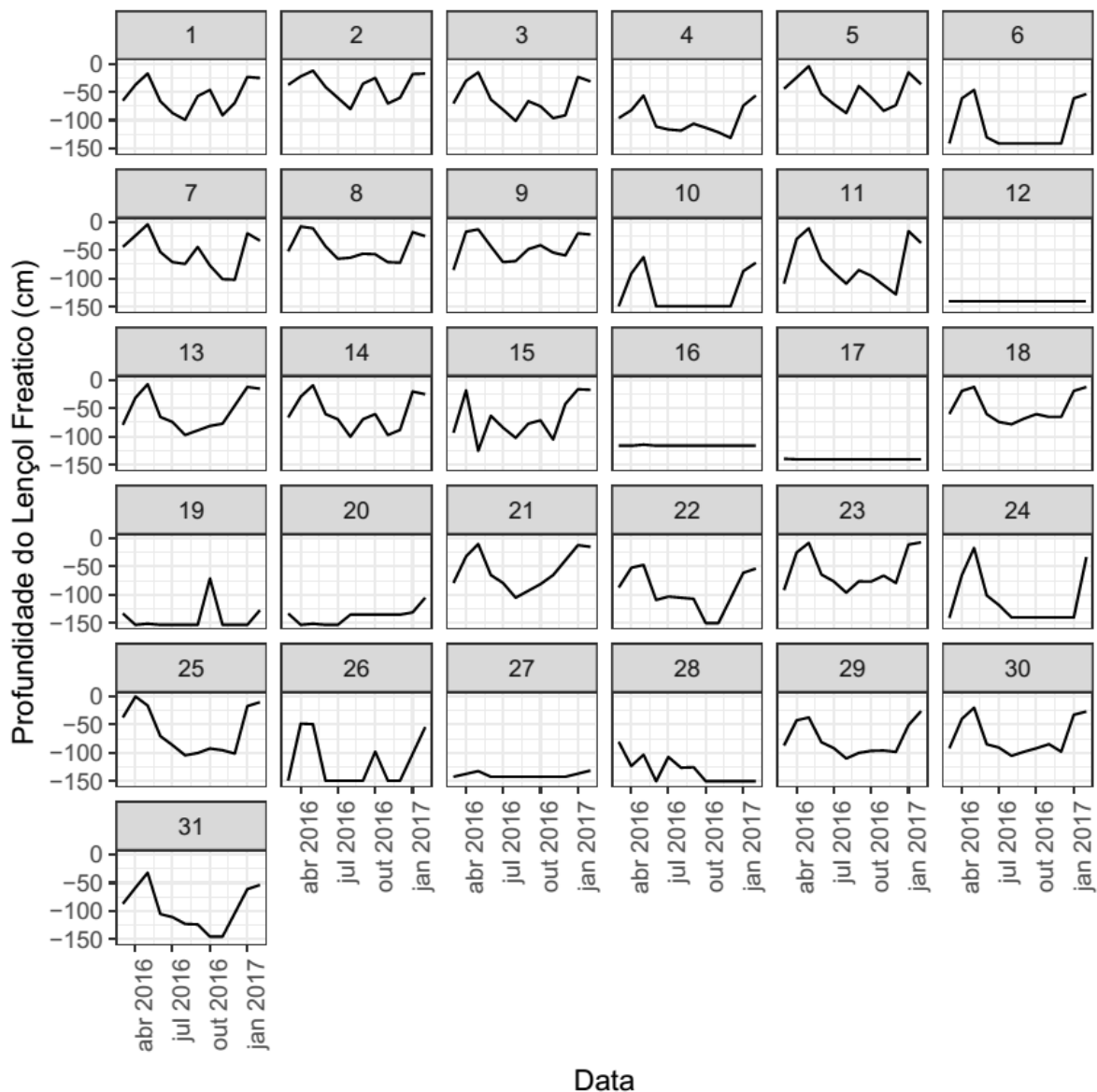


Figura 3: Variação na profundidade do lençol freático (em cm) em relação à superfície do solo nas 31 parcelas de Campinarana para o período de 03/2016 a 02/2017.

ANÁLISE DE DADOS

A riqueza de espécies foi calculada através do método de rarefação, onde foram realizadas 100 simulações da riqueza de espécies amostrando aleatoriamente os indivíduos em níveis de abundância equivalente ao da amostra de menor abundância. O valor final de riqueza é a média das 100 simulações. A diversidade de espécies de cada parcela foi obtida por meio do coeficiente

de alfa de Fisher (Fisher *et al.*, 1943). Como variáveis estruturais foram utilizadas a altura (H) mediana, a área basal ($AB = \sum \pi * DAP^2 / 40000$) e a densidade de indivíduos entre cada parcela.

A dimensionalidade da matriz de composição de espécies foi reduzida pela técnica de ordenação NMDS (Non-Metric Multidimensional Scaling). Duas ordenações foram realizadas: uma baseada na matriz de abundância, outra de presença e ausência de espécies.

As variáveis do solo foram normalizadas, em uma escala com média 0 e desvio padrão 1, pois possuíam unidades e medidas diferentes. Os testes de correlação não paramétricos de Spearman foram realizados para avaliar a independência das variáveis. A análise de ordenação através da análise de componentes principais (PCA) foi realizada para visualizar a distribuição das parcelas amostrais em relação aos preditores ambientais.

Modelos mistos lineares generalizados (Breslow e Clayton, 1993; Lee e Nelder, 1996) foram utilizados para investigar os efeitos da fertilidade do solo (SB; soma dos valores de K, Mg e Ca), profundidade do lençol freático (LF; eixo da NMDS das profundidades do lençol freático), taxa de toxicidade (quantidade de alumínio no solo) e a capacidade de retenção de água do solo (CRA; eixo da NMDS dos valores de matéria orgânica, porcentagem de areia, argila e silte) na composição florística e estrutura da vegetação. O suporte relativo para cada modelo foi determinado através do Critério de Informação da Akaike (AICc), que considera tanto a probabilidade relativa de cada modelo como a sua complexidade (isto é, o número de variáveis explicativas incluídas no modelo; Akaike, 1981). Modelos com $dAICc < 2$ foram considerados igualmente mais prováveis e o peso dos modelos foi usado para interpretação dos efeitos. Comparamos 12 diferentes modelos explicativos, testando as variáveis individualmente e combinações de variáveis, ajustados segundo o padrão de distribuição dos dados quando necessário. Um modelo de efeito constante foi incluído nas comparações.

Para testar quais espécies tem associação não aleatória com os fatores edáficos indicados pela seleção de modelos, foi feito um teste de permutação, comparando a variância observada dos valores edáficos para cada espécie com uma distribuição de variâncias gerada pela aleatorização da coluna Espécie da matriz de dados. Uma espécie foi considerada associada ao hábitat quando a variância observada dos valores edáficos onde a espécie ocorre foi menor que 95% dos valores esperados.

As análises foram realizadas no pacote estatístico R (R Development Core Team, 2016).

RESULTADOS

COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO

Nas 31 parcelas deste estudo foram registrados 6137 indivíduos com $DAP \geq 2.5\text{cm}$, pertencentes a 57 famílias botânicas, 170 gêneros, 324 espécies, das quais 33 são morfotipos. As famílias mais abundantes foram Fabaceae (18% do total de indivíduos, com 15 gêneros e 39 espécies), Sapotaceae (8.15%, com 8 gêneros e 24 espécies), Apocynaceae (7.8%, 8 e 9), Rubiaceae (7.2%; 13 e 21) e Burseraceae (6.6%, 1 e 12). Estas famílias somadas representaram cerca de 50% do total de indivíduos registrados nas 31 parcelas. As espécies mais abundantes foram *Aspidosperma verruculosum* Markgr. (374 indivíduos, Apocynaceae), *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC. (272, Myrtaceae), *Macrobium duckeanum* R.S. Cowan (268, Fabaceae), *Aldina heterophylla* Spruce ex Benth. (224, Fabaceae) e *Sacoglottis guianensis* Benth. (144, Humriaceae), representando 20% do total. A densidade de indivíduos com $DAP \geq 2.5\text{cm}$ variou de 128 a 287 indivíduos entre as parcela (0.2ha) e a área basal variou entre 0.83 e 5.6m². A altura mediana entre as parcelas variou entre 5 e 15 metros (Figura 4).

A composição florística de cada parcela foi reduzida em um eixo por ordenação NMDS que capturou a maior parte do padrão de distribuição florística. A variação explicada pelo eixo da NMDS foi maior na matriz de presença e ausência de espécies (78% vs. 67% na matriz de abundância). De modo geral, as matrizes ordenadas a partir de dados de presença e ausência são mais afetadas pelas espécies raras (Legendre e Legendre, 1998). A riqueza de espécies (S) após rarefação nas parcelas de Campinarana variou entre 18.05 e 70.16, enquanto o valor de diversidade (α Fisher) variou entre 5.35 e 67.72.

VARIAÇÃO EDÁFICA E HIDROLÓGICA

O primeiro eixo da análise de PCA (PCA1) das variáveis de solo coletadas explicou 36.64% da variação edáfica e foi correlacionado positivamente com o teor de magnésio, cálcio, potássio, silte, capacidade de retenção e fertilidade (Soma de Bases) e negativamente ao teor de areia total e areia grossa (Tabela 2). O segundo eixo (PCA2) explicou 18.41% da variação e foi correlacionado negativamente com o teor de alumínio, ferro, argila e a capacidade de retenção e positivamente com o valor de pH. De maneira geral, o eixo PCA1 descreveu o gradiente de textura e fertilidade, sendo que áreas mais arenosas são menos férteis (Figura 5). Já o PCA2 descreveu um gradiente de pH e argila, onde áreas mais argilosas são mais ácidas. A parcela 17

se diferencia das demais pela presença maior de argila e alumínio e baixa fertilidade por se localizar em uma área com influência da terra firme. Nenhum dos componentes individuais do solo teve correlação significativa com o nível do lençol freático.

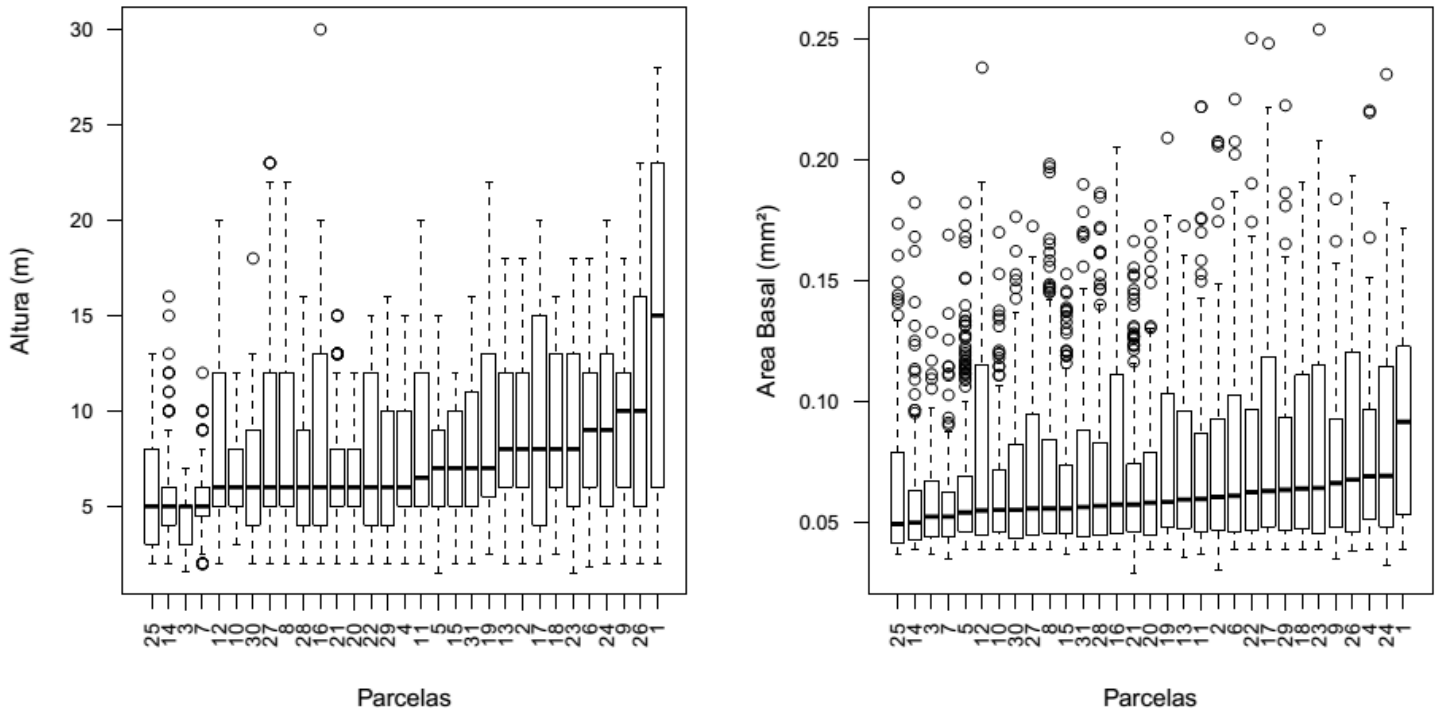


Figura 4: Variação da altura e da área basal por parcela

O índice de capacidade de retenção de água do solo (CRA) foi negativamente correlacionado à porcentagem de areia no solo ($r=-0.82$, $p<0.001$) e positivamente correlacionado com o teor de silte ($r=0.7$, $p<0.001$) e matéria orgânica ($r=0.64$, $p<0.001$).

EFEITO DAS VARIÁVEIS DO SOLO E DO LENÇOL FREÁTICO SOBRE A VEGETAÇÃO

A seleção de modelos indicou que a variação na composição florística das Campinaranas estudadas é melhor explicada por um modelo que combina fertilidade do solo (soma de bases, SB) e toxicidade (teor de alumínio trocável, AL; Tabela 3).

A fertilidade e toxicidade do solo explicaram 80.5% da variação na composição florística ordenada pela abundância (Tabela 3) e 72.4% da variação na presença e ausência de espécies (Tabela 3).

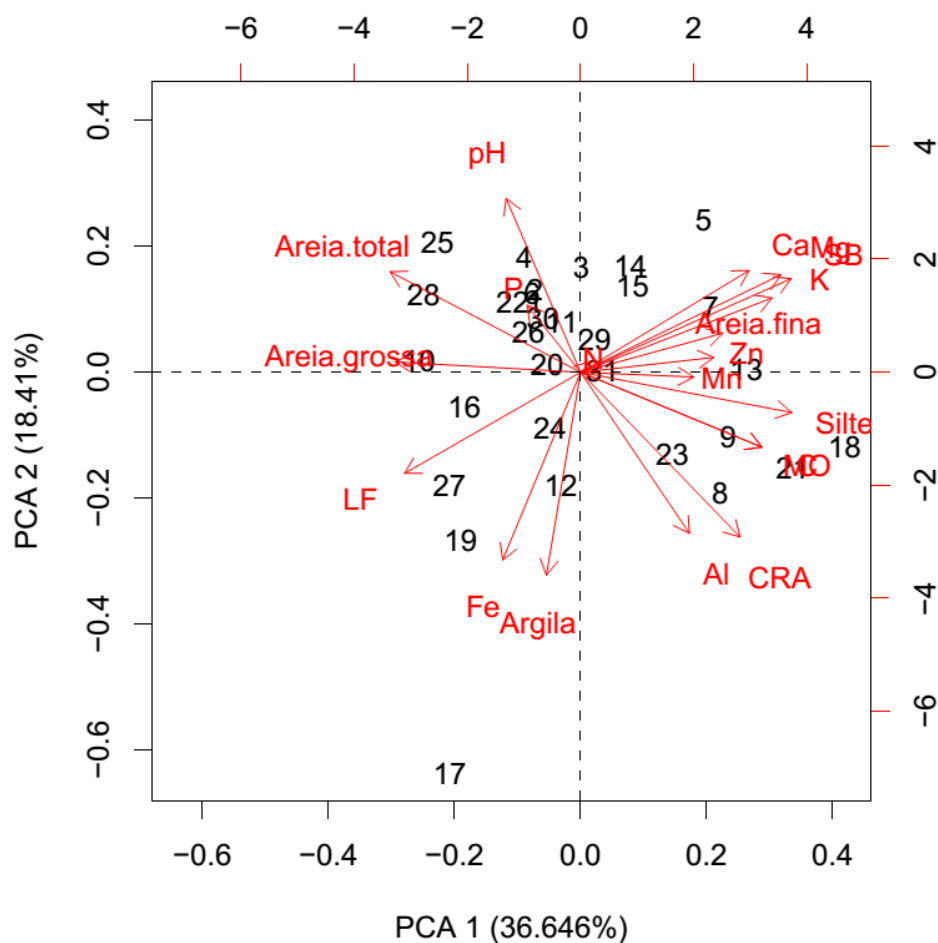


Figura 5: Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis do solo, profundidade do lençol freático das parcelas. A orientação das setas indica à direção do efeito e o comprimento a força da correlação.

As espécies *Ficus greiffiana* Dugand, *Sterigmatopetalum colombianum* Monach., *Pagamea duckei* Standl, *Henriettella* sp.1, *Sagotia brachysepala* (Müll. Arg.) Secco e *Adiscanthus fusciflorus* Ducke estão associadas aos ambientes menos tóxicos. Estas espécies foram restritas ao teor máximo de 0.25cmolc/kg de alumínio no solo (Figura 6A). Já *Licania reticulata* Prance, *Miconia prancei* Wurdack, *Annona* sp.1, *Ecclinusa lanceolata* (Mart. & Eichler) Pierre, *Swartzia acuminata* Willd. ex Vogel e *Talisia ghilleana* Acev.-Rodr foram encontradas em áreas com maiores quantidades de alumínio no solo (> 0.53cmolc/kg), sendo as parcelas com solos mais ácidos (Figura 6A).

Rhabdodendron amazonicum (Spruce ex Benth.) Huber, *Licania oblongifolia* Standl., *Gustavia elliptica* S.A. Mori, *Swartzia corrugata* Benth., *Helicostylis scabra* (J.F. Macbr.) C.C.

Berg e *Astrocaryum gynacanthum* Mart. estão associadas a ambientes de menor fertilidade, sendo restritas as áreas com até 18mg/kg de SB (Figura 6B). Por outro lado, as espécies *Annona* sp.1, *Macairea* sp.1, *Cybianthus fulvopulverulentus* (Mez) G. Agostini, *Humiriastrum cuspidatum* (Benth.) Cuatrec. e *Pagamea plicatiformis* Steyerem. foram encontradas apenas nas parcelas com maior fertilidade (> de 44mg/kg de SB, Figura 6B).

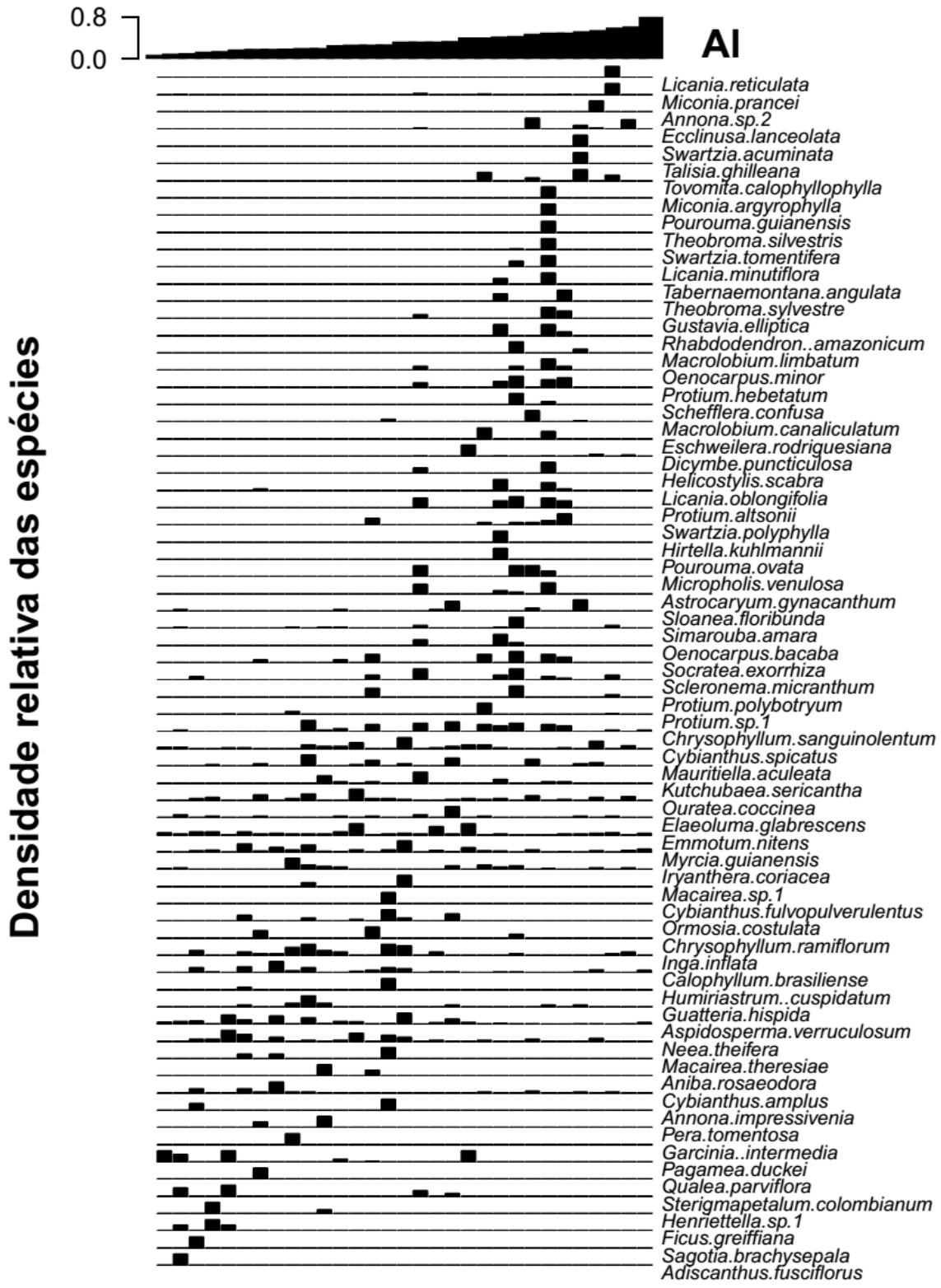
Já a distribuição das espécies *Aspidosperma verruculosum* Müll. Arg., *Emmotum nitens* (Benth.) Miers, *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC, *Chrysophyllum sanguinolentum* (Pierre) Baehni e *Cybianthus spicatus* (Kunth) G. Agostini foi indiferente à toxicidade do solo. As espécies *Hevea guianensis* Aubl., *Tapura guianensis* Aubl., *Aldina heterophylla*, *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand, *Manilkara bidentata* (A. DC.) A. Chev. e *Protium paniculatum* Engl. também se distribuíram ao longo de todo o gradiente de fertilidade (Figura 6).

Tabela 2: Correlação das 18 variáveis do solo e profundidade do lençol freático (LF) com os dois primeiros eixos gerados a partir da Análise dos Componentes Principais.* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

Variáveis do solo	PCA1	PCA2	LF
pH	-0.29542	0.6899**	-0.1953
C	0.71968**	-0.29761	-0.4350*
MO	0.71968 **	-0.29761	-0.4350*
Ca	0.66866**	0.40403*	-0.5978.**
Mg	0.79501 **	0.38772*	-0.6330**
K	0.75981**	0.29502	-0.5657**
Al	0.43205 *	-0.6397**	0.0538
Fe	-0.3093*	-0.7453**	0.4429**
Zn	0.52874**	0.05868	-0.3072
Mn	0.44932**	-0.01885	-0.0804
P	-0.2122	0.26611	0.2066
N	0.04053	0.04358	-0.0711
Areia Total	-0.756**	0.3990*	0.3470
Areia Grossa	-0.7353**	0.04080	0.5711**
Areia Fina	0.56497**	0.15521	-0.5643**
Argila	-0.1353	-0.8056**	0.3630
Silte	0.83831**	-0.1600	-0.4818*
SB	0.83566**	0.37154	-0.651**
LF	-0.6983**	-0.4013*	1.00
CRA	0.63296	-0.6541	-0.2533

Tabela 3: Modelos edáficos selecionados como os mais prováveis fatores explicativos da variação na composição, riqueza, diversidade e estrutura da vegetação de Campinarana estudada. Resultados parciais dos testes de seleção de modelos para a composição florística, riqueza, diversidade, altura, área basal e densidade de indivíduos envolvendo a taxa de fertilidade do solo (SB), profundidade do lençol freático (LF), toxicidade (AL) e a capacidade de retenção de água do solo (CRA). Essa tabela inclui apenas os modelos selecionados ($dAICc < 2$). Para a tabela completa ver Apêndice B.

	Modelos	AIC	dAICc	weight
Composição ordenada pela abundância	AL+SB	-3.8	0	0.8048
Composição ordenada pela presença e ausência	AL+SB	-4.6	0	0.7236
Riqueza	AL+SB	245.4	0	0.652
Diversidade	AL+SB	248.1	0	0.7321
Altura	Constante	135.1	0	0.3249
	AL	136.5	1.4	0.1615
Área basal	CRA+SB	103.4	0	0.297
	AL+SB	105	1.7	0.129
Densidade	SB	315	0	0.4206
	CRA+SB	316.9	1.9	0.1653



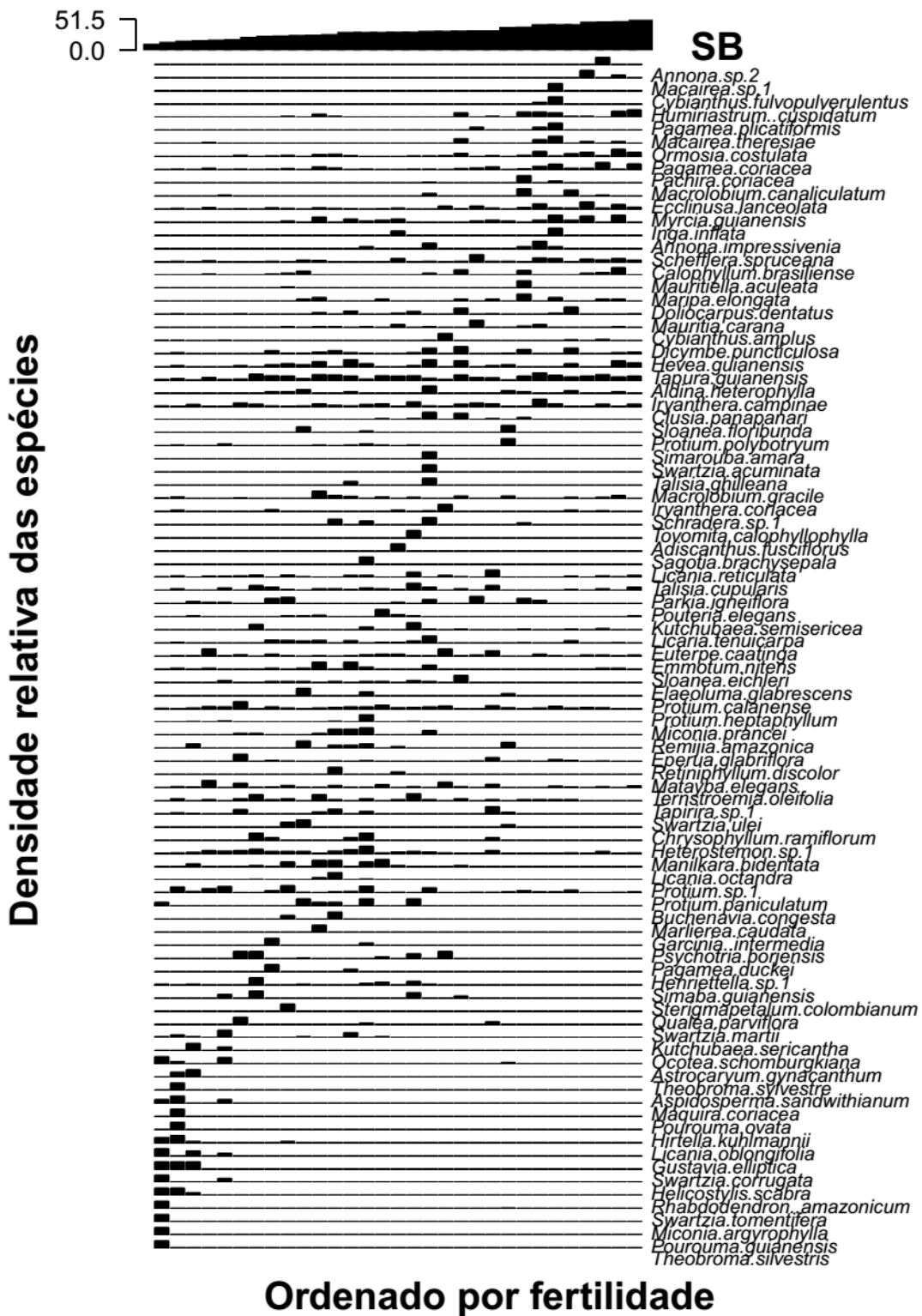


Figura 6: Distribuição das espécies com associação significativamente não aleatória em relação aos gradientes edáficos de toxicidade (A), representado pelo alumínio, e de fertilidade (B), representado pelo soma de bases.

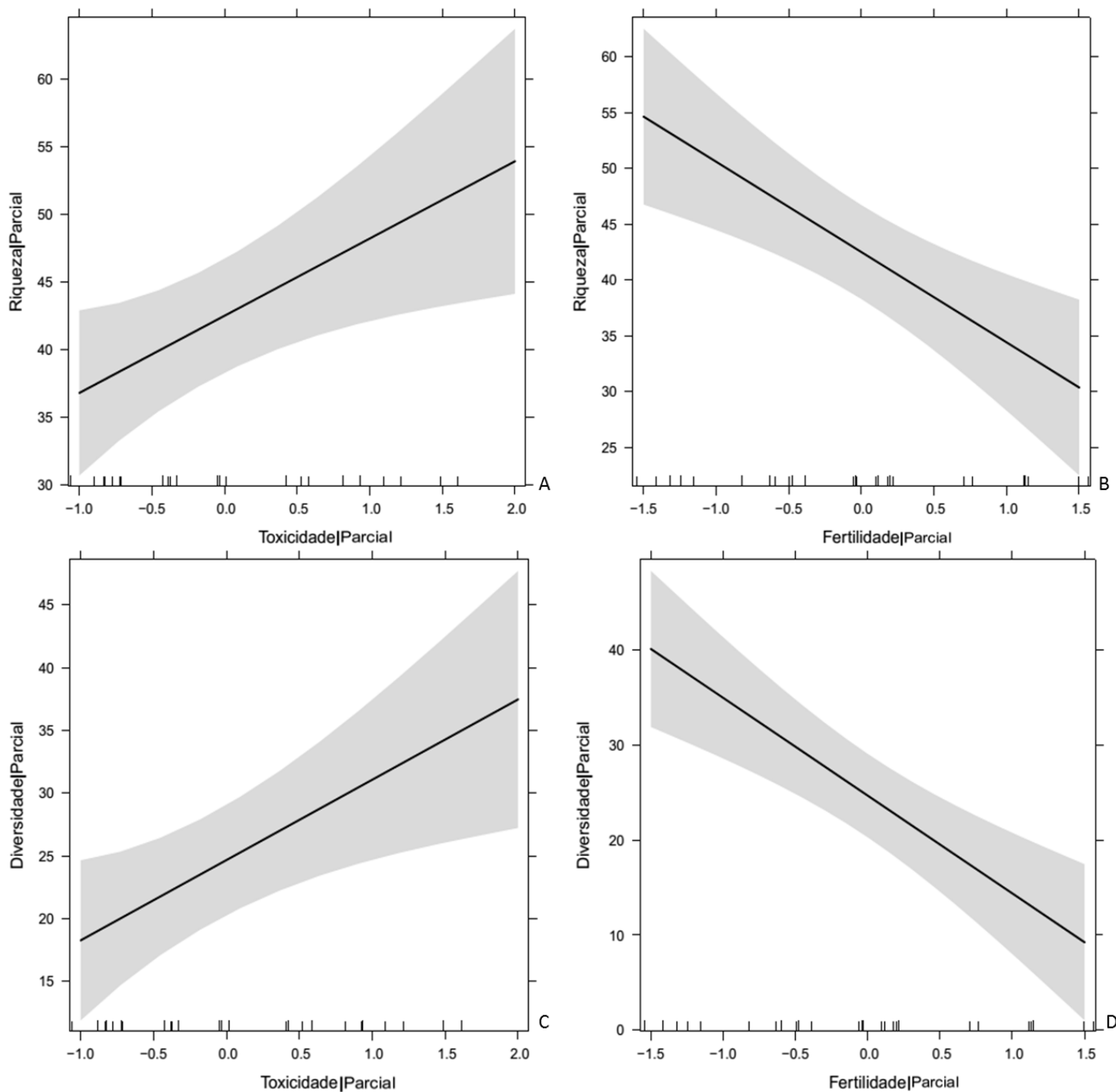


Figura 7: Resultados parciais para os efeitos de toxicidade e fertilidade do solo sobre a Riqueza (A, B) e Diversidade (C, D). Essas são variáveis edáficas com maior poder explicativo segundo a seleção de modelo realizada.

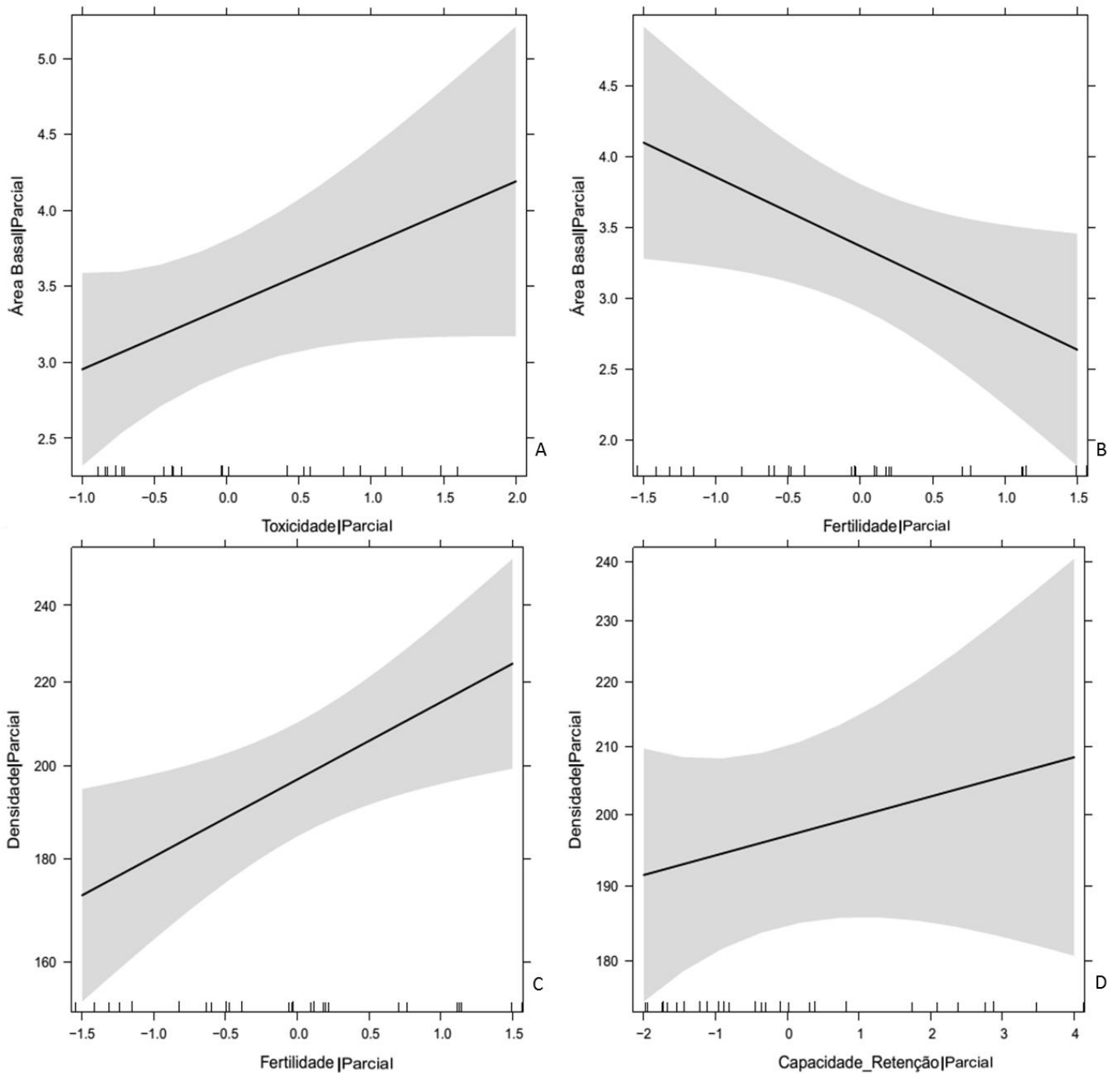


Figura 8: Resultados parciais para os efeitos de toxicidade, fertilidade e CRA do solo sobre a Área Basal (A, B) e Densidade (C, D). Essas são variáveis edáficas com maior poder explicativo segundo a seleção de modelo realizada.

EFEITO DAS VARIÁVEIS DO SOLO E DO LENÇOL FREÁTICO SOBRE A DIVERSIDADE, RIQUEZA E ESTRUTURA.

A riqueza de espécies e a diversidade α Fisher foi melhor predita pelo modelo de adição do efeito da taxa de fertilidade mais o efeito da toxicidade do solo, ou seja, o mesmo efeito observado na composição florística.

O efeito das variáveis edáficas na altura mediana das árvores das parcelas foi fraco, pois o modelo constante e o modelo toxicidade (AL) foram igualmente indicados com os modelos preditivos mais prováveis. Para a área basal, dois modelos foram igualmente apontados como preditores envolvendo a fertilidade do solo, toxicidade e a capacidade de retenção de água no solo. Já para a densidade de indivíduos, o modelo com o efeito da fertilidade e o modelo de adição do efeito da taxa de fertilidade mais o efeito da capacidade de retenção de água no solo (CRA) foram os que melhor explicaram a variação (Tabela 4).

Através dos modelos, a taxa de fertilidade e o nível de toxicidade do solo explicaram 65.2% e 73.21% da riqueza e da diversidade das espécies nas Campinaranas amostradas, respectivamente (Tabela 3). Tanto a riqueza, quanto a diversidade de espécies foi positivamente relacionada com o nível de toxicidade (AL) do solo (Tabela 3; Figura 7A e 7C), indicando maior número de espécies em solos com mais alumínio, e negativamente relacionada à taxa de fertilidade (Tabela 3; Figura 7B e 7D), indicando que solo mais férteis apresentam menor riqueza e diversidade de espécies.

O modelo constante teve alto peso (32.5%) na explicação da variação em altura das Campinaranas, indicando que outros fatores não avaliados podem estar influenciando na altura da vegetação. 42.6% da variação de área basal foram explicadas pelos efeitos da taxa de fertilidade, nível de toxicidade e capacidade de retenção de água do solo, sendo positivamente relacionada com o alumínio do solo e o CRA, e negativamente relacionada com a fertilidade (Tabela 3; Figura 8A e 8B).

A taxa de fertilidade do solo e a capacidade de retenção de água explicaram 58.6% da variação na densidade de indivíduos nas parcelas. Assim, ambientes com maior fertilidade e com maior retenção de água do solo possuem uma maior densidade arbórea (Figura 8C e 8D).

DISCUSSÃO

A riqueza (324 espécies/6.2ha) foi relativamente alta para a Campinarana quando comparada com outros estudos em Campinaranas amazônicas. Stropp *et al.* (2011) encontraram 290 espécies distribuídas em quatro parcelas de 1ha na região do alto Rio Negro; Targhetta *et al.* (2015) encontrou 122 espécies em 3ha na RDS do Uatumã; Damasco *et al.* (2013) encontraram 315 espécies em aproximadamente 17ha no PARNA Viruá e Demarchi (2014) encontrou 140 espécies em 2.25ha na RDS do Tupé. A similaridade florística entre as Campinaranas estudadas e esses outros estudos também foi baixa: 36 espécies compartilhadas com Viruá e 41 espécies com Uatumã. Essa baixa similaridade florística pode ser resultado do alto grau de endemismo da vegetação de Campinaranas. Um estudo que investigou o efeito da área, da distância geográfica e do isolamento sobre a riqueza e a composição de espécies de plantas nas ilhas de Campinaranas Gramíneo Lenhosa da Amazônia Central apontou que a composição, mas não a riqueza, de espécies é fortemente influenciada pela distância geográfica e pelo contexto de paisagem em que estão inseridas, apresentando um alto grau de endemismo estruturado pela distribuição espacial das ilhas na paisagem (Costa, 2012). Neste estudo os padrões florísticos, estruturais e de riqueza e diversidade das Campinaranas inventariadas estiveram fortemente relacionados à variação de fertilidade e toxicidade do solo. Além disso, os resultados deste trabalho mostraram que a magnitude do efeito do solo sobre a composição florística foi relativamente alta (o efeito) em comparação à variação do nível do lençol freático e capacidade de retenção de água do solo. No entanto, o efeito da textura do solo, principalmente a porcentagem de argila e silte, sobre a área basal da vegetação também foi um fator determinante. A altura dos indivíduos não respondeu à variação edáfica. A profundidade do lençol freático não foi relacionada com nenhum dos fatores florísticos e estruturais.

Em geral, ambientes sobre solos extremamente arenosos e oligotróficos estão associados às fisionomias não florestais escleromórficas e pouco diversas na Amazônia (Prance, 1975; Anderson, 1981; Coomes, 1997; Barbosa e Ferreira, 2004; Vicentini, 2004; Stropp *et al.*, 2011). Por outro lado, solos com maior teor de argila e disponibilidade de nutrientes são relacionados às áreas com maior diversidade e biomassa (Coomes e Grubb, 1996; Vicentini, 2004; Luizão *et al.*, 2004; Castilho *et al.*, 2006). De fato, a densidade e a área basal foram positivamente relacionadas com a variação de textura e fertilidade do solo, indicando que há mais indivíduos e maior área

basal em solos mais férteis e argilosos. A falta de relação do lençol freático com a estrutura da vegetação das Campinaranas do paleocanal do rio Cuieiras pode ser explicada pelo fato da profundidade das raízes das plantas estarem acima do nível de alagamento do solo, pois a maior parte delas se limita aos 40cm superiores da camada do solo (Rizzini, 1979). Portanto, as variações do solo em escala local determinam substancialmente a estrutura das Campinaranas.

A forte relação da fertilidade com a composição florística das parcelas também foi encontrado por Damasco *et al.* (2013) nas Campinaranas do PARNA Viruá e também por Demarchi (2014) na RDS do Tupé. Contudo, nas Campinaranas da RDS do Uatumã, Targhetta (2012) não encontrou tal relação, e postula que a baixa amplitude dos nutrientes e na textura do solo encontrado pode ser responsável por tal resultado (Tabela 4). Os solos onde as Campinaranas se desenvolvem são amplamente conhecidos na literatura por serem extremamente lixiviados e de baixíssima fertilidade (Anderson, 1981; Luizão *et al.*, 2007; Mendonça, 2011). Com isso, pode-se esperar que mesmo pequenas variações de nutrientes disponíveis às plantas possam ser cruciais para o estabelecimento e crescimento das espécies, colaborando para a distribuição da comunidade vegetal em escala local (Tabela 4).

Tabela 4: Comparação das variáveis edáficas, profundidade do lençol freático, soma de bases e argila dos solos de Campinaranas no paleocanal do rio Cuieiras, da RDS do Uatumã (Targhetta, 2012) e do PARNA Viruá (Damasco *et al.*, 2013).

	Profundidade do Lençol Freático (cm)		Argila %				Soma de Bases (mg/kg)			
	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Média	Amplitude	Mín.	Máx.	Média	Amplitude
Paleocanal	30	143	0.5	5.4	2.95 ±0.9	4.9	11.4	51.5	31.45 ±10.9	40.1
Uatumã	39.7	245.5			1.8 ±1.0				3.75 ±0.5	
Viruá	-30	70	0.5	35.9	18.2	35.4	21.9	216.9	68.1	195

A variação na fertilidade e toxicidade do solo explicou os padrões da composição, riqueza, diversidade e estrutura da vegetação das Campinaranas mesmo possuindo uma pequena variação em todo o gradiente, quando comparada com as áreas do Viruá (Tabela 4). O efeito do comprimento do gradiente analisado pode ser determinante na detecção dos fatores mais importante na estruturação da comunidade em plantas em geral (Vormisto, 2000; Costa *et al.*,

2009). Estudos realizados em florestas inundáveis de igapó e várzea na Amazônia mostram uma relação negativa entre diversidade e nível de alagamento (Ferreira, 1997; Koponen *et al.*, 2004; Wittmann *et al.*, 2006). Já solos com maiores teores de argila e disponibilidade de nutrientes foram relacionados às áreas com maior diversidade (Coomes e Grubb, 1996; Vicentini, 2004; Luizão *et al.*, 2004). Nas Campinaranas do PARNA Viruá, o nível de alagamento superficial aumenta de fisionomias de Campinarana abertas sobre solos extremamente arenosos para áreas de Campinarana florestada sobre solos levemente argilosos e férteis, onde há maior diversidade e área basal (Damasco *et al.*, 2013). O contrário foi observado pelo presente estudo, onde áreas mais férteis possuem menor riqueza e diversidade de espécies e também por Targhetta (2012) na RDS Uatumã, onde o igapó argiloso e inundado apresentou menor diversidade em relação à Campinarana arenosa.

Essa contradição encontrada de menor riqueza em áreas mais férteis pode ser entendida como resultado de uma distribuição diferenciada, onde as poucas espécies tolerantes a longos períodos de inundação, baixa disponibilidade de nutriente e alta toxicidade possuem maior capacidade competitiva e obtêm mais sucesso na colonização dessas áreas em detrimento das espécies menos adaptadas (Fine e Baraloto, 2016). Em uma análise recente, em larga escala, da dominância das espécies arbóreas na Amazônia, pesquisadores descobriram que metade das árvores em florestas de areia branca pertence a apenas 25 espécies, (ter Steege *et al.*, 2013). Na Amazônia ocidental, encontraram que 83% das árvores em parcelas de areia branca são endêmicas ou especialistas nesse solo, embora metades das espécies encontradas nessas parcelas sejam comuns em outros tipos de florestas (Fine *et al.*, 2010).

De acordo com Targhetta (2012), as áreas que estão sujeitas a condições mais estressantes, como baixa fertilidade e a maior período de alagamento, apresentam menor riqueza de espécies, e as poucas espécies que são tolerantes aos longos períodos de alagamento se tornam dominantes, pois possuem maior capacidade competitiva, obtendo maior sucesso na colonização dessas áreas. Com a diminuição do tempo de alagamento a riqueza aumenta, assim como o número de espécies raras, diminuindo a dominância. A maior diversidade ao longo do gradiente é encontrada, em muitos casos, nas regiões que apresentam condições edáficas intermediárias, permitindo a ocorrência de espécies dos dois ambientes, configurando um ecótono entre eles, o que pode ser explicado pela teoria do distúrbio intermediário (Huston, 1994).

Devido à alternância extrema de inundação e seca durante a sazonalidade pluviométrica nas Campinaranas, o baixo teor de nutrientes nesses solos está associado à forte ação da lixiviação suficiente para degradar as frações argilosas e formar uma alta concentração residual de areia *in situ* (Horbe *et al.*, 2004; Quesada *et al.*, 2010). A argila é lixiviada havendo o depósito dos compostos de ferro e alumínio, que são somados a uma camada impermeável cimentada denominada de horizonte espódico (Lucas e Chauvel, 1992; Nascimento *et al.*, 2008). O horizonte espódico no presente estudo foi registrado em parte dos ambientes arenosos e, muitas vezes, podem situar-se em camadas rasas à superfície, a uma altura inferior a 50 cm em relação ao nível do solo (Jirka *et al.*, 2007).

A saturação por alumínio mostrou-se importante nas áreas amostradas, e foi correlacionada positivamente com ferro e argila. Os solos de areia branca também contêm baixos níveis de alumínio permutável porque os reservatórios deste elemento estão em partículas de argila e, portanto, baixa capacidade de troca catiônica (Fine e Baraloto, 2016). Estes solos têm pouco potencial para amortecer a acidez, o que pode limitar a mineralização do nitrogênio e inibir a absorção de outros nutrientes essenciais às plantas (Proctor, 1999). Os efeitos do alumínio no solo têm importante relação com a fisionomia e composição de espécies do bioma Cerrado (Goodland, 1971; Silva-Junior *et al.*, 1987) e este é o primeiro estudo que mostra essa relação nas Campinaranas.

Devido à grande pobreza dos solos e à alta precipitação, que contribui para a lixiviação, as espécies adaptadas a estes ambientes apresentam uma eficiente ciclagem de nutrientes. Segundo Luizão *et al.* (2007), para otimizar a absorção de nutrientes as plantas podem investir em maior crescimento de raízes finas de modo a aumentar a superfície de contato com o solo. Estas estruturas são projetadas próximo à superfície do solo, onde a maior parte delas se restringe a profundidades inferiores a 40cm (Rizzini, 1979) e onde há maior concentração de nutrientes, também otimizando a absorção, sendo o investimento em raízes tão grande nestes ambientes que estas podem conter até 60% da biomassa da planta (Oliveira *et al.*, 2001).

As florestas de areia branca são dominadas por um conjunto de espécies arbóreas que alcançam abundâncias relativas extremamente elevadas (Boubli, 2002; Fine *et al.*, 2010; Stropp *et al.*, 2011; Fine e Baraloto, 2016). No paleocanal do rio Cuieiras as 15 espécies mais abundantes representam 40% do total de indivíduos. Este padrão indica que muitas espécies podem sobreviver em florestas de areia branca, mas para alcançar status de espécie dominante,

precisam ter um conjunto de atributos que conferem sucesso nesses ambientes únicos e com condições ambientais extremas (Anderson, 1981; Pitman *et al.*, 2001; ter Steege *et al.*, 2013, Fine e Baraloto, 2016). Em média, uma parcela de 1ha contém menos de 61 espécies (Guevara *et al.*, 2016), enquanto as florestas de terra firme amazônicas geralmente contêm pelo menos duas vezes e até cinco vezes mais espécies (ter Steege *et al.*, 2013). Por exemplo, no Peru, 62,4% dos indivíduos em 16 parcelas em sete florestas de areia brancas geograficamente separadas eram constituídas por apenas 17 espécies (Fine *et al.*, 2010). No alto Rio Negro, as oito espécies mais abundantes (lideradas por duas espécies de *Eperua* e *Aldina heterophylla*) representaram mais de 51% das árvores amostradas em quatro parcelas de areia branca (Stropp *et al.*, 2011). Este padrão foi relatado repetidamente em diversas regiões da bacia amazônica (ter Steege *et al.*, 2013).

A forte relação entre as características do solo e distribuição florística no presente estudo pode indicar a atuação de um filtro ambiental ou de competição no estabelecimento das espécies, que está relacionado com o oligotrofismo e a capacidade de tolerância fisiológica à escassez nutricional. Nas florestas costeiras de areia branca no litoral de São Paulo, a partição entre os habitats edáficos é importante para explicar as distribuições de espécies e a coexistência em florestas de restinga e que as distribuições de espécies não ocorrem de forma aleatória (Oliveira *et al.*, 2014). Por sua vez, outros fatores não ambientais atuantes na variação fitofisionomia das Campinaranas ainda devem ser testados, como por exemplo, o sucesso nas relações de competição por recursos (Pitman *et al.*, 2001), o efeito do fogo (Adeney *et al.*, 2009; Vicentini, 2004) e a ação antrópica pretérita (Prance e Schubart, 1978). Estes são fatores que provavelmente determinam em parte a distribuição de espécies em Campinaranas e não foram considerados no presente estudo.

CONCLUSÕES

As Campinaranas estão fortemente associadas às características do solo, principalmente a fertilidade e a toxicidade, e pouco influenciada pelo nível de inundação. O efeito do teor de nutriente do solo foi muito mais significativo sobre os padrões da composição, riqueza, diversidade e estrutura da vegetação das Campinaranas mesmo possuindo uma pequena variação em todo o gradiente. Portanto, a restrição nutricional condiciona o estabelecimento de fisionomias com menos espécies e de menor diversidade, porém com mais indivíduos. Por sua vez, a maior estruturação do solo associada à presença de argila condiciona o porte de vegetação florestal e a maior diversidade de espécies arbóreas (Campinaranas Florestadas).

O efeito da variação do lençol freático não foi relacionado à composição florística, riqueza diversidade e a estrutura das espécies de Campinaranas. Acredita-se que o fato das raízes das Campinaranas serem superficiais e terem sido pouco alagadas na área de estudo influenciaram na baixa relação com o lençol freático. Sugerimos que a atividade fisiológica das plantas no período seco e chuvoso deve ser investigada visando aprimorar a discussão sobre o efeito hídrico no ambiente.

REFERÊNCIAS

- Ab'saber, A.N. 2002. Bases para o estudo dos ecossistemas da Amazônia brasileira. *Estudos avançados*, 16: 7-30.
- Adeney, J.M. ; Christensen Jr, N.L. ; Pimm, S.L. ; 2009. Reserves Protect against Deforestation Fires in the Amazon. *PLoS One*, 4: e5014.
- Akaike, H. 198. Modern development of statistical methods. In: Eykhoff R (ed) Trends and progress in system identification. *Pergamon Press*, 169–184.
- Anderson, A.B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 13: 199-10.
- Ashton, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol J Linn Soc*, 1:155–96.
- Baraloto, C.; Rabaud, S.; Molto, Q.; Blanc, L.; Fortunel, C.; Herault, B.; Davila, N.; Mesones, I.; Rios, M.; Valderrama, E.; Fine, P. 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology*, 17: 2677–2688.
- Barbosa, R.I.; Ferreira, C.A.C. 2004. Biomassa acima do solo de um ecossistema de “campina” em Roraima, norte da Amazônia Brasileira. *Acta Amazonica*, 34:577-586.
- Boubli, J.P. 2002. Lowland floristic assessment of Pico da Neblina National Park, *Brazil*. *Plant Ecol*. 160:149-167.
- Breslow, N.E. ; Clayton, D.G. 1993. Approximate inference in generalized linear mixed models. *J Am Stat Assoc*, 88:9–2.
- Brokaw, N.; Busing, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends Ecol Evol*, 15:183–8.
- Brown, C.; Burslem, D.F.; Illian, J.B. 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proc Biol Sci*, 280:20130502.
- Castilho, C.V. ; Magnusson, W.E. ; Araújo, N.O.A. ; Luizão, R.C.C. ; Luizão, F.J. ; Lima, A.P.; Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234:85-96.
- Carneiro, V.M.C. 2004. *Composição florística e análise estrutural da floresta primária de terra firme na bacia do Rio Cuieiras, Manaus-AM*. Dissertação de mestrado, INPA/UFAM, Manaus.
- Chauvel, A. 1982. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. *Acta Amazonica* 12:47-60.
- Chave, J.; Condit, R.; Aguilar, S. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 359:409–20.

- Coomes, D.A. 1997. Nutrient status of Amazonian caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes in litter fall and analyses of soils. *Canadian Journal of Forest Research*, 27:831-839.
- Coomes, D.A.; Grubb, P.J. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soils factors. *Vegetatio*, 122:167-191.
- Coronado, E.N.H.; Baker, T.R.; Phillips, O.L.; Pitman, N.C.A.; Pennington, R.T.; Martínez, R.V.; Monteagudo, A.; Mogollón, H.; Cardozo, N.D.; Ríos, M.; García-Villacorta, R.; Valderrama, E.; Ahuite, M.; Huamantupa, I.; Neill, D.A.; Laurance, W.F.; Nascimento, H.E.M.; Almeida, S.de.S.; Killeen, T.J.; Arroyo, L.; Núñez, P.; Alvarado, L.F. 2009. Multiscale comparisons of tree composition in Amazonian Terra Firme Forests. *Biogeosciences*, 6:2719-2731.
- Costa, F.M. 2012. *Ilhas de Campinarana na Amazônia Central: a estrutura da paisagem determina a riqueza e a composição de espécies de plantas?* Dissertação de Mestrado, INPA, Manaus.
- Costa, F.R.C.; Guillaumet, J.; Lima, A.P.; Pereira, O.S. 2009. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20:69-78.
- Damasco, G.; Vicentini, A.; Castilho, C.V.; Pimentel, T.P.; Nascimento, H.E.M. 2013. Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. *Journal of Vegetation Science* 24:384-394.
- Demarchi, L.O. 2014. *Composição, conhecimento e uso de plantas de Campinarana por moradores da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé – Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, INPA, Manaus.
- Eiserhardt, W.L.; Svenning, J.C.; Baker, W.J.; Couvreur, T.L.P.; Balslev, H. 2013. Dispersal and niche evolution jointly shape the geographic turnover of phylogenetic clades across continents. *Scientific Reports*, 3:1164.
- Ferreira, C.A.C. 1997. *Variação Florística e Fisionômica da Vegetação de Transição Campina, Campinara e Floresta de Terra Firme, Manaus (AM)*. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas, UFRPE, Recife, Pernambuco. 112 p.
- Ferreira, C.A.C. 2009. *Análise comparativa de vegetação lenhosa do ecossistema campina na Amazônia brasileira*. Tese de doutorado Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas. Manaus. 277pp.
- Fine, P.V.A.; Baraloto, C. 2016. Habitat Endemism in White-sand Forests: Insights into the Mechanisms of Lineage Diversification and Community Assembly of the Neotropical Flora. *Biotropica*, 48: 24-33.

- Fine, P.V.A.; Daly, D.C.; Mun, G.V.; Mesones, I.; Cameron, K.M. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the Western Amazon. *Evolution*, 59:1464-1478.
- Fine, P.V.A.; Garcia-Villacorta, R.; Pitman, N.C.A.; Mesones, I.; Kembel, S.W.A. 2010. Floristic Study of the White-Sand Forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97:283-305.
- Fisher, R.A.; Corbet, A.S.; Williams, C.B. 1943. The relationship between the number of individuals in a random sample and an animal population. *J Anim Ecol*, 12:42-58.
- García-Villacorta, R., Dexter, K. G., Pennington, T. 2016. Amazonian White-Sand Forests Show Strong Floristic Links with Surrounding Oligotrophic Habitats and the Guiana Shield. *Biotropica*, 48(1), 47-57.
- Guevara, J. E.; Damasco, G.; Baraloto, C.; Fine, P. V.; Peñuela, M. C.; Castilho, C.; Phillips, O. 2016. Low Phylogenetic Beta Diversity and Geographic Neo-endemism in Amazonian White-sand Forests. *Biotropica*, 48:34-46.
- Goodland, R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado, In: Ferri, M.G.; (Coord.), III Simpósio sobre o Cerrado. São Paulo, Universidade de São Paulo, pp. 44-50.
- Harms, K.E.; Condit, R.; Hubbell, S.P. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *J Ecol*, 89:947-59.
- Horbe, A.M.C.; Horbe, M.A.; Suguio, K. 2004. Tropical Spodosols in northeastern Amazonas State, Brazil. *Geoderma*, 119:55-68.
- Huber, O. 1988. Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal. *Taxon*, 37:595-614.
- Huston, M.A. 1994. Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira, Rio de Janeiro, Brasil.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J Veg Sci*, 3:157-64.
- Koponen, P.; Nygren, P.; Sabatier, D.; Rousteau, A.; Saur, E. 2004. Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology*, 173,17-32.
- Kubitzki, K. 1987. The ecogeographical differentiation of Amazon inundation forests. *Plant Systematics and Evolution*, 162:285-304.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical Blackwater Rivers, animals and mast fruit by *Dipterocarpaceae*. *Biotropica*, 6:69-103.

- Jirka, S.; McDonald, A.J.; Johnson, M.S.; Feudpausch, T.R.; Couto, E.G.; Riha, S.J. 2007. Relationships between soil hydrology and forest structure and composition. *Journal of Vegetation Science*, 18:183-194.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Schöngart, J.; Cohn-Haft, M.; Adeney, J.M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, 31:623-640.
- Legendre, P. e Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Lee, Y.; Nelder, J.A. 1996. Hierarchical Generalized Linear Models. *J Roy Stat Soc B*, 58:619–678.
- Lucas, Y.; Chauvel, A. 1992. Soil formation in tropically weathered terrains. *Regolith Exploration Geochemistry in Tropical and Subtropical Terrains*. pp. 58-76. Floreat Park, Australia.
- Luizão, F.J.; Luizão, R.C.C.; Proctor, J. 2007. Soil acidity and nutrient deficiency in central Amazonian heath forest soils. *Plant Ecology*, 192:209-224.
- Mendonça, B.A.F. 2011. *Campinaranas Amazônicas: pedogênese e relações solo-vegetação*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais.
- Mendonça, B. A. F.; Simas, F. N. B.; Schaefer, C. E. G. R.; Fernandes Filho, E. I.; Vale Júnior, J. F e Mendonça, J. G. F. 2014. Podzolized soils and paleoenvironmental implications of white-sand vegetation (Campinarana) in the Viruá National Park, Brazil. *Geoderma Regional*, 2:9-20.
- Miranda, E. V. 2002. Padrão de desenvolvimento radial horário do fuste de três espécies florestais típicas da Amazônia utilizando dendrômetros automáticos. Dissertação de mestrado, INPA/UFAM, Manaus. 76p.
- Nascimento, N.R.; Fritsch, E.; Bueno, G.T.; Bardy, M.; Grimaldi, C.; Melfi, A.J. 2008. Podzolization as a deferralitization process: dynamics and chemistry of ground and surface waters in an Acrisol - Podzol sequence of upper Amazon Basin. *European Journal of Soil Science*, 59:911-924.
- Oliveira, A.A.; Daly, D.C.; Vicentini, A.; Cohn-Haft, M. 2001. *Florestas sobre areia: Campinaranas e igapós*. p. 179-220 In Oliveira, A.A.; Daly, D.C. Florestas do Rio Negro. São Paulo. Companhia das Letras: UNIP.
- Oliveira, A.A.; Mori, S.A. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. high tree species richness on poor soils. *Biodivers Conserv*, 8:1219–44.
- Oliveira, A.A.; Vicentini, A.; Chave, J.; Castanho, C.D.T.; Davies, S.J.; Martini, A.M.; Souza, V.C. 2014. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology*, rtt073.
- Pacala, S.W.; Tilman, D. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *Am Nat*, 143:222–57.

- Palmiotto, P.A.; Daves, S.J.; Vogt, K.A.; Ashton, M.S.; Vogt, D.J.; Ashton, P.S. 2004. Soilrelated habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology*, 92:609-623.
- Pinto, W.H.A. 2005. *Geoprocessamento Aplicado a Análise Físico-Territorial da área do Tarumã – AM*. Dissertação de mestrado, UFAM, Manaus. 91p.
- Pires, J.M.; Prance, G.T. 1985. *The vegetation types of the Brazilian Amazon*. In: Prance, G.T.; Lovejoy, T.E. (Eds.), *Key Enviroments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford, pp.109-145.
- Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.W.; Silman, M.R.; Núñez, P.V.; Neill, D.A.; Cerón, C.E.; Palacios, W.A.; Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian Terra Firme forests. *Ecology*, 82:2101-2117.
- Prance, G.T. 1975. Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas. I. Introdução a uma série de publicações sobre a vegetação das Campinas Amazônicas. *Acta Amazonica*, 5: 207-209.
- Prance, G.T.; Daly, D. 1989. Brazilian Amazon. In: D.G. Campbell e H.D. Hammond (eds.) *Floristic inventory of tropical countries*. *New York Botanical Garden*. Bronx, NY.
- Prance, G.T. 1996. Islands in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 351:823-833.
- Prance, G.T.; Schubart, H.O.R. 1978. Nota preliminar sobre a origem das campinas abertas de areia branca do rio Negro. *Acta Amazonica*, 3:567-570.
- Proctor, J. 1999. Heath forests and acid soils. *Bot. J. Scot*, 51: 1–14.
- Quesada, C.A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Patiño, S.; Baker, T.R.; Czimczik, C.; Fyllas, N.M.; Martinelli, L.; Nardoto, G.B.; Schmerler, J.; Santos, A.J.B.; Hodnett, M.G.; Herrera, R.; Luizão, F.J.; Arneith, A.; Lloyd, G.; Dezzeo, N.; Hilke, I.; Kuhlmann, I.; Raessler, M.; Brand, W.A.; Geilmann, H.; Moraes Filho, J.O.; Carvalho, F.P.; Araujo Filho, R.N.; Chaves, J.E.; Cruz Junior, O.F.; Pimentel, T.P.; Paiva, R. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, 7: 1515-1541.
- R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rizzini, C.T. 1979. *Tratado de fitogeografia do Brasil*. São Paulo: Ed. da Universidade de São Paulo, v. 2, 374 p.
- Rossetti, D.F.; Bertani, T.C.; Zani, H.; Cremon, E.H.; Hayakawa, E.H. 2012. *Geomorphology* 177-178. pp. 74-92.
- Rozo, J.M.G.; Nogueira, A.C.R.; Horbe, A.M.C.; Carvalho, A.S. 2005. Depositos Neógenos da Bacia do Amazonas. In: Reis, J. e Monteiro, M.A.S. *Contribuições à geologia da Amazonia*, 4:116-123.

- Schaefer, C.E.G.R.; Mendonça, B.A.F.; Fernandes Filho, E.I. 2008. Geoambientes e paisagens do Parque Nacional do Viruá – RR. Esboço de integração da geomorfologia, climatologia, solos, hidrologia e ecologia. Relatório Técnico. 56 p.
- Silva Jr, M.C.; Barros, M.F.; Cândido, J.F. 1987. Relações entre parâmetros do solo e da vegetação de cerrado na Estação Florestal de Experimentação de Paraopeba, MG. *Rev. Brasil. Botan*, 10:125-137.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trend Ecol Evol*, 19:605–11.
- Sobrado, M.A. 2009. Leaf tissue water relations and hydraulic properties of sclerophyllous vegetation on white sands of the upper Rio Negro in the Amazon region. *Journal of Tropical Ecology*, 25:271-280.
- Steyermark, J.A. 1986. Speciation and endemism in the flora of the Venezuelan tepuis. In: Vuilleumier, F.; Monasterio, M. (eds.) *High altitude tropical biogeography*. pp. 317-373. Oxford University Press, New York.
- Stropp, J.; Van Der Sleen, P.; Assunção, P.A.; Silva, A.L.; ter Steege, H. 2011. Tree communities of white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro. *Acta Amazonica*, 41: 521-544.
- Targhetta, N. 2012. *Comparação florística e estrutural entre florestas de igapó e Campinarana ao longo de gradientes hidro-edáficos na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã, Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, INPA, Manaus.
- 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*, 10.
- ter Steege, H. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342, 325-336.
- Tiessen, H.; Chacon, P.; Cuevas, E. 1994. Phosphorus and nitrogen status in soils and vegetation along a toposequence of dystrophic rainforests on the upper Rio Negro. *Oecologia*, 99:145-150.
- Valencia, R.; Balslev, H.; Miño, G.P.Y. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodivers Conserv*, 3:21–8.
- Valencia, R.; Villa. G.; Romoleroux, K. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *J Ecol*, 92:214–29.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R.; Lima, J.C.A. 2012. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Vicentini, A. 2004. A Vegetação ao longo de um gradiente edáfico no Parque Nacional do Jaú. In: Borges, S. H.; Iwanaga, S.; Durigan, C.C.; Pinheiro, M.R. (Eds.). *Janelas para a biodiversidade no Parque Nacional do Jaú – uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia*. Manaus: Fundação Vitória Amazônica (FVA), WWF, IBAMA. pp.117-143.

Vicentini, A. 2016. The Evolutionary History of Pagamea (Rubiaceae), a White-sand Specialist Lineage in Tropical South America. *Biotropica*, 48:58–69.

Vormisto, J.; Phillips, O.L.; Ruokolainen, K.; Tuomisto, H.; Vasquez, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography*, 23: 349-359.

Wittmann, F.; Schöngart, J.; Montero, J.C.; Motzer, T.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Queiroz, H.L.; Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 33:1334-1347.

APÊNCIDES

APÊNDICE A: Lista das espécies encontradas nas parcelas de Campinarana organizada por ordem alfabética de família. A última coluna representa o material testemunho utilizado para determinar o morfotipos.

Família	Espécie	Voucher
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	PC1169
	<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.	PC1541
	<i>Tapirira</i> sp1	PC1096;PC1336
Annonaceae	<i>Annona crassiflora</i> Mart.	PC1244;PC1294
	<i>Annona excellens</i> R.E.Fr.	PC818
	<i>Annona impressivenia</i> Saff. ex R.E.Fr.	PC622;PC689
	<i>Annona</i> sp1	PC1542
	<i>Bocageopsis</i> sp1	PC1543
	<i>Duguetia arenicola</i> Maas	PC973;PC1041
	<i>Guatteria blepharophylla</i> Mart.	PC1544
	<i>Guatteria citriodora</i> Ducke	PC1480;PC1527
	<i>Guatteria duckeana</i> R.E.Fr.	PC1545
	<i>Guatteria foliosa</i> Benth.	PC1545
	<i>Guatteria hispida</i> (R.E.Fr.) Erkens & Maas	PC1351;PC1457
	<i>Guatteria meliodora</i> R.E.Fr.	PC776
	<i>Guatteria</i> sp1	PC1234
<i>Oxandra xylopioides</i> Diels	PC1522	
<i>Xylopia spruceana</i> Benth. ex Spruce	PC1012;PC1122	
Apocynaceae	<i>Ambelania duckei</i> Markgr.	PC1507
	<i>Aspidosperma sandwichianum</i> Markgr.	PC1310
	<i>Aspidosperma verruculosum</i> Müll. Arg.	PC554;PC636
	<i>Couma guianensis</i> Aubl.	PC1546
	<i>Himatanthus attenuatus</i> (Benth.)Woodson	PC1380
	<i>Lacmellea arborescens</i> (Müll. Arg.) Markgr.	PC754;PC1425
	<i>Macoubea guianensis</i> Aubl.	PC1113;PC720
	<i>Neocouma parviflora</i> (Markgr.) Zarucchi	PC1004;PC1038
	<i>Tabernaemontana angulata</i> Mart. ex Müll. Arg.	PC1308;PC1531
<i>Tabernaemontana rupicola</i> Benth.	PC1080;PC716	
Aquifoliaceae	<i>Ilex divaricata</i> Mart. ex Reissek	PC1268
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	PC1101;PC1468
	<i>Dendropanax palustris</i> (Ducke) Harms	PC766
	<i>Schefflera confusa</i> (Marchal) Harms	PC1180
	<i>Schefflera spruceana</i> (Seem.) Maguire et al.	PC1070;PC1424
Arecaceae	<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	
	<i>Bactris maraja</i> Mart.	
	<i>Euterpe caatinga</i> Spruce	
	<i>Euterpe catinga</i> Wallace	
	<i>Mauritia aculeata</i> Kunth	
	<i>Mauritia carana</i> Wallace	
	<i>Mauritiella aculeata</i> (Kunth) Burret	
	<i>Oenocarpus bacaba</i> (Burret) Mart.	
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.		
<i>Oenocarpus minor</i> (Burret) Mart.		

Família	Espécie	Voucher
Arecaceae	<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H.Wendl.	PC847
	<i>Syagrus inajai</i> (Spruce) Becc.	
Bignoniaceae	<i>Amphilophium</i> sp1	PC1353
	Indet sp1	PC1547
	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don	PC1548
Boraginaceae	<i>Cordia kingstoniana</i> J.S.Mill.	PC1500
Burseraceae	<i>Protium altsonii</i> Sandwith	PC1167;PC1187
	<i>Protium apiculatum</i> Swart	PC1549
	<i>Protium calanense</i> Cuatrec.	PC1409;PC1415
	<i>Protium decandrum</i> (Aubl.) Marchand	PC1179;PC1252
	<i>Protium grandifolium</i> Engl.	PC1196;PC1200
	<i>Protium hebetatum</i> Daly	PC1189;PC813
	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	PC1165;PC1280;
	<i>Protium paniculatum</i> Engl.	PC1088;PC1192;
	<i>Protium pilosissimum</i> Engl.	PC1300;PC1339
	<i>Protium polybotryum</i> (Turcz.) Engl.	PC1408;PC866
Calophyllaceae	<i>Protium</i> sp1	PC1337;PC1449
	<i>Protium subserratum</i> (Engl.) Engl.	PC1174;PC861
	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	PC516;PC536
Caryocaraceae	<i>Caraipa foveolata</i> Huber	PC1010
	<i>Caraipa heterocarpa</i> Ducke	PC764
	<i>Caryocar</i> sp1	PC1314
Celastraceae	<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	PC812
	<i>Maytenus guianensis</i> Klotzsch ex Reissek	PC1553
Chrysobalanaceae	<i>Salacia multiflora</i> (Lam.) DC.	RB1213
	<i>Hirtella eriandra</i> Benth.	PC1223;PC1262;
	<i>Hirtella kuhlmannii</i> Pilg.	PC1302
	Indet sp1	PC1554
	<i>Licania coriacea</i> Benth.	PC1231;PC1261
	<i>Licania egleri</i> Prance	PC1467;PC834
	<i>Licania longistyla</i> (Hook.f.) Fritsch	PC825
	<i>Licania micrantha</i> Miq.	PC715
	<i>Licania minutiflora</i> (Sagot) Fritsch	PC1210;PC1520
	<i>Licania oblongifolia</i> Standl.	PC1555
	<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.)	PC1421;PC1443
	<i>Licania reticulata</i> Prance	PC1402
	<i>Licania</i> sp1	PC604;PC1092
Clusiaceae	<i>Parinari excelsa</i> Sabine	PC1556
	<i>Clusia insignis</i> Mart.	PC1557
	<i>Clusia panapanari</i> (Aubl.) Choisy	PC1264;PC1462
	<i>Clusia scrobiculata</i> Benoist	PC1558
	<i>Clusia spathulifolia</i> Engl.	RB1243
	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	PC1352
	<i>Moronobea coccinea</i> Aubl.	PC677;PC1085
	<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	PC1559
	<i>Tovomita acutiflora</i> M.S. de Barros & G. Mariz	PC1039;PC1355
	<i>Tovomita caloneura</i> A.C.Sm.	PC815;PC840
<i>Tovomita calophyllophylla</i> Garcia-Villacorta	PC1368;PC1371	

Família	Espécie	Voucher
Combretaceae	<i>Buchenavia congesta</i> Ducke	PC772;PC1347
	<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	PC1560
Convolvulaceae	<i>Maripa reticulata</i> Ducke	PC1066;PC1069
Dichapetalaceae	<i>Tapura guianensis</i> Aubl.	PC1247;PC1249
	<i>Tapura lanceolata</i> (Ducke) Rizzini	PC1416
Dilleniaceae	<i>Doliosarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.	PC1067;PC736
	<i>Doliosarpus savannarum</i> Sandwith	PC1561
	<i>Doliosarpus sp1</i>	PC1562
Ebenaceae	<i>Diospyros guianensis</i> (A.C.Sm.) (Aubl.) Gürke	PC1495
	<i>Diospyros pseudoxylopi</i> Mildbr.	PC1512
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea eichleri</i> K.Schum.	PC1254;PC1345
	<i>Sloanea floribunda</i> Spruce ex Benth.	PC1563
	<i>Sloanea fragrans</i> Rusby	PC1332
Euphorbiaceae	<i>Alchorneopsis sp1</i>	PC1564
	<i>Conceveiba guianensis</i> Aubl.	PC1242;PC731
	<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	PC1111;PC1334
	<i>Mabea occidentalis</i> Benth.	PC1565
	<i>Micrandra spruceana</i> (Baill.) R.E.Schult.	PC1566
	<i>Sagotia brachysepala</i> (Müll. Arg.) Secco	PC686
Euphroniaceae	<i>Euphronia hirtelloides</i> Mart.	PC654;PC663
Fabaceae	<i>Abarema sp1</i>	PC1567
	<i>Aldina heterophylla</i> Spruce ex Benth.	PC524;PC530
	<i>Andira micrantha</i> Ducke	PC642;PC665
	<i>Andira parviflora</i> Ducke	PC846
	<i>Andira sp1</i>	PC1568
	<i>Bocoa alterna</i> (Benth.) R.S.Cowan	PC1569
	<i>Dicymbe puncticulosa</i> R.S.Cowan	PC1260
	<i>Dimorphandra campinarum</i> Ducke	PC1238
	<i>Dimorphandra ignea</i> Ducke	PC1427;PC859
	<i>Dimorphandra macrostachya</i> Benth.	PC1407
	<i>Eperua glabriflora</i> (Ducke) R.S.Cowan	PC1162;PC830
	<i>Eperua grandiflora</i> (Aubl.) Benth.	PC1570
	<i>Heterostemon mimosoides</i> Desf.	PC1003
	<i>Heterostemon sp1</i>	PC985;PC1256
	<i>Hymenolobium heterocarpum</i> Ducke	PC1510
	<i>Hymenolobium sericeum</i> Ducke	PC1571
	<i>Indet sp1</i>	PC1572
	<i>Inga sp1</i>	PC1237
	<i>Inga inflata</i> Ducke	PC1115;PC1218
	<i>Inga ingoides</i> (Rich.) Willd.	PC1514
	<i>Inga lateriflora</i> Miq.	PC1245;PC1414
	<i>Macrolobium angustifolium</i> (Benth.) R.S.Cowan	PC809;PC733
	<i>Macrolobium canaliculatum</i> Spruce ex Benth.	PC616;PC1020
	<i>Macrolobium discolor</i> (Ducke) Benth.	PC541;PC550
	<i>Macrolobium duckeanum</i> R.S.Cowan	PC525;PC529
	<i>Macrolobium gracile</i> (Gleason) Spruce ex Benth.	PC1027;PC1241
	<i>Macrolobium limbatum</i> (R.S.Cowan) Spruce	PC1168;PC1201
<i>Macrolobium microcalyx</i> Ducke	PC770	

Família	Espécie	Voucher
Fabaceae	<i>Ormosia costulata</i> (Huber) (Miq.) Kleinh.	PC409;PC621
	<i>Ormosia trifoliolata</i> Huber	RB1257;RB1258
	<i>Parkia igneiflora</i> Ducke	PC982;PC1009
	<i>Peltogyne catingae</i> Ducke	PC1452
	<i>Swartzia acuminata</i> Willd. ex Vogel	PC1013;PC1035
	<i>Swartzia brachyrachis</i> Harms	PC1295
	<i>Swartzia corrugata</i> Benth.	PC828
	<i>Swartzia cuspidata</i> Spruce ex Benth.	PC1372;PC1412
	<i>Swartzia guianensis</i> (Aubl.) Urb.	PC713
	<i>Swartzia ingifolia</i> Ducke	PC1172;PC1185
	<i>Swartzia martii</i> Eichler ex Benth.	PC1573
	<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	PC819;PC1515
	<i>Swartzia recurva</i> Poepp.	PC1263;PC1315
	<i>Swartzia schomburgkii</i> Benth.	PC1574
	<i>Swartzia tomentifera</i> (Ducke) Ducke	PC1575
<i>Swartzia ulei</i> Harms	PC1309;PC831	
Gnetaceae	<i>Gnetum leyboldii</i> Tul.	PC1576
Goupiaceae	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	PC1552
Humiriaceae	<i>Humiria balsamifera</i> (Aubl.) J.St.-Hil.	PC1577
	<i>Humiria floribunda</i> Mart.	PC1121
	<i>Humirastrum cuspidatum</i> (Benth.) Cuatrec.	PC518;PC620
	<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	PC801;PC1093
	<i>Vantanea guianensis</i> Aubl.	PC1578
	<i>Vantanea parviflora</i> Lam.	PC684;PC757
Icacinaceae	<i>Emmotum nitens</i> Miers	PC750;PC1108
Indet	<i>Indet sp1</i>	PC995
	<i>Indet sp2</i>	PC1579
Lamiaceae	<i>Vitex triflora</i> Vahl	PC867
Lauraceae	<i>Aiouea myristicoides</i> Mez	PC1525
	<i>Aniba firmula</i> (Nees & Mart.) Mez	PC1513
	<i>Aniba terminalis</i> Ducke	PC1478
	<i>Endlicheria arenosa</i> Chanderb.	PC855;PC1532
	<i>Indet sp1</i>	PC1580
	<i>Licaria heterophylla</i> Carvalho R.B.	PC1239
	<i>Licaria tenuicarpa</i> Kosterm. ex W.A.Rodrigues	PC1400
	<i>Mezilaurus itauba</i> (Meisn.)Taub. ex Mez	PC1581
	<i>Mezilaurus manausensis</i> van der Werff	PC608
	<i>Mezilaurus subcordata</i> (Ducke) Kosterm.	PC1519
	<i>Ocotea cinerea</i> van der Werff	PC1582
	<i>Ocotea floribunda</i> (Sw.) Mez	PC1175
	<i>Ocotea immersa</i> van der Werff	PC1207
	<i>Ocotea olivacea</i> A.C.Sm.	PC1471;PC1530
	<i>Ocotea rhynchophylla</i> Mez	PC1377;PC1429
	<i>Ocotea schomburgkiana</i> (Nees) Mez	PC848;PC1474
	<i>Ocotea sp.D.PFRD</i> Vicentini A.	PC1493;PC1528
	<i>Ocotea sp.E.PFRD</i> Vicentini A.	PC1205
	<i>Rhodostemonodaphne crenaticupula</i> Madriñán	PC1488
	<i>Rhodostemonodaphne negrensis</i> Madriñán	PC1114;PC1498
	<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	PC1583

Família	Espécie	Voucher
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	PC1208
	<i>Eschweilera juruensis</i> R.Knuth	PC1312
	<i>Eschweilera micrantha</i> (O.Berg) Miers	PC821
	<i>Eschweilera rodriguesiana</i> S.A.Mori	PC1506;PC1524
	<i>Eschweilera sp1</i>	PC1211
	<i>Eschweilera truncata</i> A.C.Sm.	PC1211;PC1303
	<i>Gustavia elliptica</i> S.A.Mori	PC835;PC1501
	<i>Lecythis prancei</i> S.A.Mori	PC1584
Linaceae	<i>Roucheria columbiana</i> Hallier	PC1034;PC1246
Lythraceae	<i>Adenaria sp1</i>	PC849
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis lucida</i> Small	PC682
	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	PC1349
	<i>Byrsonima laevis</i> Nied.	PC811
	<i>Byrsonima leucophlebia</i> Griseb.	PC694
Malvaceae	<i>Catostemma sclerophyllum</i> Ducke	PC714;PC725
	<i>Lueheopsis rosea</i> (Ducke) Burret	PC1503
	<i>Pachira coriacea</i> (Mart.) W.S.Alverson	PC520;PC547
	<i>Pachira duckei</i> (A.Robyns) Fern.Alonso	PC717;PC858
	<i>Scleronema micranthum</i> (Ducke) Ducke	PC707;PC773
	<i>Theobroma subincanum</i> Mart.	PC1420
	<i>Theobroma sylvestre</i> Mart.	PC842;PC843
Melastomataceae	<i>Henriettella sp1</i>	PC1001;PC1255
	<i>Macairea sp1</i>	PC1586
	<i>Macairea theresiae</i> Cogn.	PC650;PC675
	<i>Miconia argyrophylla</i> DC.	PC1587
	<i>Miconia kavanayensis</i> Wurdack	PC1492
	<i>Miconia prancei</i> Wurdack	PC1379;PC837
	<i>Miconia sp1</i>	PC753;PC1173
	<i>Mouriri nervosa</i> Pilg.	PC726
	<i>Tococa macrophysca</i> Spruce ex Triana	PC1194;PC862
Meliaceae	<i>Trichilia silvatica</i> C.DC.	PC1588
Moraceae	<i>Brosimum potabile</i> Ducke	PC1589
	<i>Brosimum utile</i> (Kunth) Pittier	PC820
	<i>Ficus greiffiana</i> Dugand	PC1590
	<i>Helicostylis scabra</i> (J.F.Macbr.) C.C.Berg	PC1477
	<i>Maquira coriacea</i> (H.Karst.) C.C.Berg	PC1497;PC1526
	<i>Pseudolmedia sp1</i>	PC1591
	<i>Trymatococcus sp1</i>	PC1592
Myristicaceae	<i>Iryanthera campinae</i> W.A.Rodrigues	PC1228;PC1250
	<i>Iryanthera coriacea</i> Ducke	PC1188;PC1204
	<i>Iryanthera crassifolia</i> A.C.Sm.	PC1374
	<i>Indet sp1</i>	PC841
	<i>Osteophloeum platyspermum</i> (Spruce ex A.DC.)	PC1593
	<i>Virola albidiflora</i> Ducke	PC1518
	<i>Virola calophylla</i> Warb.	PC1183;PC826
Myrtaceae	<i>Eugenia illepidata</i> McVaugh	RB1233
	<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	PC1335;PC1366
	<i>Eugenia tapacumensis</i> O.Berg	PC1182

Família	Espécie	Voucher
Myrtaceae	<i>Marlierea caudata</i> McVaugh	PC1117;PC1370
	<i>Marlierea</i> sp1	PC968;PC1002
	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	PC526;PC538
	<i>Myrcia magnoliifolia</i> DC.	PC1511
Nyctaginaceae	<i>Neea floribunda</i> Poepp. & Endl.	PC499
	<i>Neea theifera</i> Oerst.	PC617;PC670
Ochnaceae	<i>Ouratea coccinea</i> (Mart.) Engl.	PC1233;PC857
	<i>Ouratea spruceana</i> Engl.	PC1475;PC1509
Olacaceae	<i>Dulacia candida</i> (Poepp.) Kuntze	PC1494
	<i>Dulacia macrophylla</i> (Benth.) Kuntze	PC1103
	<i>Heisteria spruceana</i> Engl.	PC1266
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia dentata</i> (Aubl.) Sw.	PC1448;PC1447
	<i>Ternstroemia oleifolia</i> Wawra	PC1316;PC712
Peraceae	<i>Pera tomentosa</i> (Benth.) Müll. Arg.	PC1087;PC1235
Phyllanthaceae	<i>Amanoa guianensis</i> Aubl.	PC1504
	<i>Richeria australis</i> Müll. Arg.	PC778;PC1329
	<i>Richeria grandis</i> (Poepp. & Endl.) Vahl	PC1031;PC1110
Picramniaceae	<i>Picramnia antidesma</i> Sieber ex Steud.	PC1164
Primulaceae	<i>Cybianthus amplus</i> (Mez) G.Agostini	PC647;PC667
	<i>Cybianthus fulvopulverulentus</i> (Mez) G.Agostini	PC1594
	<i>Cybianthus spicatus</i> (Kunth) Mez	PC808;PC1269
Rhabdodendraceae	<i>Rhabdodendron amazonicum</i> (Spruce ex Benth.)	PC1296;PC844
Rhizophoraceae	<i>Sterigma petalum colombianum</i> Monach.	PC1481
Rubiaceae	<i>Alibertia hispida</i> Ducke	PC802
	<i>Capirona</i> sp1	PC1595
	<i>Chimarrhis barbata</i> (Ducke) Bremek.	PC1596
	<i>Duroia</i> sp1	PC1240
	<i>Duroia fusifera</i> Spruce ex K.Schum.	PC1597
	<i>Duroia kotchubaeoides</i> Steyerm.	PC1313
	<i>Duroia saccifera</i> (Schult. & Schult.f.) K.Schum.	PC1598
	<i>Ferdinandusa</i> sp1	PC1599
	<i>Indet</i> sp1	PC1199
	<i>Ixora acuminatissima</i> Müll. Arg.	PC1600
	<i>Kutchubaea oocarpa</i> (Standl.) (Spruce ex Standl.)	PC802;PC1328
	<i>Kutchubaea semisericea</i> Ducke	PC1470;PC852
	<i>Kutchubaea sericantha</i> Standl.	PC713;PC1473
	<i>Pagamea coriacea</i> Spruce ex Benth.	PC1086;PC1381
	<i>Pagamea duckei</i> Standl.	PC1278;PC854
	<i>Pagamea plicata</i> Spruce ex Benth.	PC865
	<i>Pagamea plicatiformis</i> Steyerm.	PC476;PC484
	<i>Palicourea corymbifera</i> (Müll. Arg.) Standl.	PC1529
	<i>Psychotria borjensis</i> Kunth	PC976;PC998
	<i>Remijia amazonica</i> K.Schum.	PC1601
	<i>Remijia asperula</i> Standl.	PC467;PC624
	<i>Remijia morilloi</i> Steyerm.	PC1508
	<i>Retiniphyllum discolor</i> (Spruce ex Benth.) Müll. Arg.	PC630;PC1077
<i>Schradera</i> sp1	PC685;PC693	
Rutaceae	<i>Adiscanthus fusciflorus</i> Ducke	PC1466
	<i>Hortia</i> sp1	PC1602

Família	Espécie	Voucher
Salicaceae	<i>Casearia javitensis</i> Kunth	PC824
	<i>Ryania pyrifera</i> (Rich.) Sleumer	PC1307;PC1504
Sapindaceae	<i>Cupania hispida</i> Radlk.	PC1327
	<i>Matayba elegans</i> Radlk.	PC701;PC1378
	<i>Matayba peruviana</i> Radlk.	PC1603
	<i>Matayba</i> sp1	PC990
	<i>Talisia cerasina</i> (Benth.) Radlk.	PC806;PC728
	<i>Talisia cupularis</i> Radlk.	PC1229;PC1243
	<i>Talisia ghilleana</i> Acev.-Rodr.	PC1033
	<i>Talisia macrophylla</i> Radlk.	PC1344;PC1483
Sapotaceae	<i>Toulicia pulvinata</i> Radlk.	PC853
	<i>Chromolucuma</i> sp1	PC1604
	<i>Chrysophyllum amazonicum</i> T.D.Penn.	PC1290;PC1417
	<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> Cronquist	PC447
	<i>Chrysophyllum prieurii</i> A.DC.	PC1605
	<i>Chrysophyllum ramiflorum</i> A.DC.	PC1166
	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	PC1190;PC827
	<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	PC1428;PC1533
	<i>Ecclinusa lanceolata</i> (Mart. & Eichler) Pierre	PC1289;PC1482
	<i>Elaeoluma glabrescens</i> (Mart. & Eichler ex Miq.)	PC1404;PC1444
	<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A.Chev.	PC977;PC1116
	<i>Micropholis gardneriana</i> (A.DC.) Pierre	PC1606
	<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	PC1365;PC1489
	<i>Micropholis splendens</i> Gilly ex Aubrév.	PC1311;PC1320
	<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	PC1198;PC1487
	<i>Pouteria ambelaniifolia</i> (Sandwith) T.D.Penn.	PC850
	<i>Pouteria anomala</i> (Pires) T.D.Penn.	PC1607
	<i>Pouteria cuspidata</i> (A.DC.) Baehni	PC845;PC1479
	<i>Pouteria elegans</i> (A.DC.) Baehni	PC979;PC1068
	<i>Pouteria eugeniifolia</i> (Pierre) Baehni	PC1608
	<i>Pouteria latianthera</i> T.D.Penn.	PC1363;PC1375
	<i>Pouteria oblanceolata</i> Pires	PC1304;PC1318
<i>Pouteria</i> sp1	PC1609	
<i>Pouteria spruceana</i> (Mart. & Miq.) Baehni	PC1610	
<i>Pradosia schomburgkiana</i> (A.DC.) Cronquist	PC514;PC673	
Simaroubaceae	<i>Simaba cedron</i> Planch.	PC1611
	<i>Simaba guianensis</i> Aubl.	PC747;PC1030
	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	PC1176
Urticaceae	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	PC1612
	<i>Pourouma ovata</i> Trécul	PC1298
Vochysiaceae	<i>Qualea clavata</i> Stafleu	PC1224
	<i>Qualea ingens</i> Warm.	PC771;PC1306
	<i>Qualea parviflora</i> Mart.	PC1330;PC1331
	<i>Vochysia guianensis</i> Aubl.	PC1373;PC1490

APÊNDICE B: Resultados dos testes de seleção de modelos para a composição florística, riqueza, diversidade, altura, área basal e densidade de indivíduos envolvendo a taxa de fertilidade do solo (SB), profundidade do lençol freático (LF), taxa toxicidade (AL) e a capacidade de retenção de água do solo (CRA). Modelos com dAICc <2 foram considerados válidos.

	Modelos	AIC	dAICc	weight		Modelos	AIC	dAICc	weight
Composição ordenada pela abundância	AL+SB	-3.8	0	0.8048	Composição ordenada pela presença e ausência	AL+SB	-4.6	0	0.7236
	CRA+SB+LF	0.5	4.4	0.0902		CRA+SB+LF	0.5	5.1	0.0558
	CRA+SB	3	6.9	0.0257		SB	0.6	5.2	0.0545
	AL	3.4	7.3	0.0211		AL	1.2	5.8	0.0405
	SB	3.5	7.3	0.0207		CRA+SB	1.4	6.1	0.0351
	Constante	5.6	9.4	0.0071		Constante	2.3	6.9	0.0227
	CRA+SB+LF+AL	5.9	9.7	0.0062		LF	3	7.6	0.0164
	AL+CRA	6.1	9.9	0.0057		LF+SB	3.2	7.8	0.0145
	LF+SB	6.1	0	0.0055		AL+CRA	3.8	8.4	0.0108
	LF	6.4	10.2	0.0049		CRA	4.2	8.8	0.0088
	LF+CRA	6.7	10.5	0.0042		LF+CRA	4.2	8.9	0.0086
	CRA	6.9	10.7	0.0038		CRA+SB+LF+AL	4.2	8.9	0.0086
Riqueza	AL+SB	245.4	0	0.652	Altura	Nulo	135.1	0	0.3249
	CRA+SB	248.9	3.5	0.1148		AL	136.5	1.4	0.1615
	SB	249.5	4.1	0.0854		LF	137.2	2	0.1169
	CRA+SB+LF	250.6	5.2	0.0494		SB	137.4	2.3	0.1049
	CRA+SB+LF+AL	251.3	5.9	0.0346		CRA	137.5	2.3	0.1013
	LF+SB	252	6.6	0.0244		AL+SB	139.2	4	0.0437
	LF	253.2	7.8	0.0131		AL+CRA	139.2	4	0.0433
	LF+CRA	253.3	7.9	0.0125		LF+CRA	139.8	4.6	0.032
	Constante	254.9	9.5	0.0056		LF+SB	139.8	4.7	0.0311
	AL	255.4	10	0.0044		CRA+SB	140	4.8	0.0289
	CRA	256.5	11.1	0.0025		CRA+SB+LF	142.6	7.5	0.0076
	AL+CRA	257.9	12.5	0.0012		CRA+SB+LF+AL	143.9	8.8	0.004
Diversidade	AL+SB	248.1	0	0.7321	Área basal	CRA+SB	103.4	0	0.297
	CRA+SB	252.4	4.4	0.0822		AL+SB	105	1.7	0.129
	CRA+SB+LF	253.2	5.1	0.0562		LF+CRA	105.6	2.2	0.099
	SB	253.2	5.2	0.0554		CRA	105.9	2.5	0.085
	CRA+SB+LF+AL	254	5.9	0.0378		SB	105.9	2.5	0.084
	LF+SB	255.2	7.2	0.0203		CRA+SB+LF+AL	106.1	2.7	0.078
	LF+CRA	257.2	9.2	0.0075		Constante	106.3	2.9	0.069
	LF	257.4	9.3	0.0069		AL	107.2	3.8	0.045
	Constante	261.9	13.8	<0.001		LF	107.5	4.1	0.038
	AL	262.6	14.5	<0.001		CRA+SB+LF	108.2	4.8	0.027
	CRA	263.8	15.7	<0.001		AL+CRA	108.2	4.8	0.027
	AL+CRA	265.2	17.1	<0.001		LF+SB	108.6	5.2	0.022

Cont. Apêndice B

	Modelos	AIC	dAICc	weight
Densidade	SB	315	0	0.4206
	CRA+SB	316.9	1.9	0.1653
	AL+SB	317.4	2.4	0.1291
	LF+SB	317.6	2.5	0.1183
	CRA+SB+LF+AL	319.6	4.5	0.0439
	Constante	320.5	5.5	0.0274
	LF	320.6	5.6	0.026
	CRA	320.8	5.8	0.0233
	AL	321.5	6.5	0.0166
	LF+CRA	322	7	0.0129
	CRA+SB+LF	322.7	7.6	0.0093
	AL+CRA	323.1	8.1	0.0074