

MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO– MCTI
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais – PPG-CFT

Tese de Doutorado

Relação entre estrutura vertical e diversidade de espécies de
plantas e animais em uma floresta de terra-firme na Amazônia central

Marcelle São Pedro Abdiel de Souza

Manaus, Amazonas

Novembro - 2024

MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO– MCTI
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais – PPG-CFT

Tese de Doutorado

Relação entre estrutura vertical e diversidade de espécies de
plantas e animais em uma floresta de terra-firme na Amazônia central

Marcelle São Pedro Abdiel de Souza

Orientadora: Dra. Juliana Schietti

Coorientador: Dr. Scott Stark

Tese de Doutorado submetida ao
Programa de Pós-Graduação em
Ciências de Florestas Tropicais do
Instituto Nacional de Pesquisas da
Amazônia (PPG-CFT/INPA-MCTI)
como parte dos requisitos para a
obtenção do título de Doutora em
Ciências de Florestas Tropicais, Área de
Concentração Manejo Florestal.

Manaus, Amazonas

Novembro, 2024



MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA
E INOVAÇÃO



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

ATA DE DEFESA PÚBLICA DE TESE DE DOUTORADO

Ata da Defesa REMOTA de **MARCELLE SÃO PEDRO ABDIEL DE SOUZA**, ocorrida no dia 29 de novembro de 2024, via plataforma de videoconferência Teams.

Aos 29 dias de novembro de 2024, às 14:h00 (horário de Manaus/AM), realizou-se a Defesa Pública de tese de **MARCELLE SÃO PEDRO ABDIEL DE SOUZA**, aluna do Programa de Pós-Graduação *Stricto sensu* em Ciências de Florestas Tropicais, intitulada "Relação entre estrutura vertical e diversidade de espécies de plantas e animais em uma floresta de terra-firme na Amazônia central" sob a orientação da Dra. Juliana Schietti de Almeida (UFAM), coorientação Dr. Scott Stark (MSU), em conformidade com o Art. 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI/INPA) e Art. 67 do Regimento Interno do Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, como parte das atividades para conclusão e obtenção do Título de Doutor(a) em Ciências de Florestas Tropicais. A **Banca Examinadora** foi constituída pelos seguintes membros: Bruce Walker Nelson (INPA), Jochen Schongart (INPA), Matheus Henrique Nunes (UMD), Clarissa Alves da Rosa (INPA), Gustavo Carvalho Spanner (INPA), e tendo como suplentes os seguintes membros: Paulo Estefano Dineli Bobrowiec (ITV), Izabela Fonseca Aleixo (INPA). A presidente da Banca Examinadora deu início à seção e informou os procedimentos do exame. A aluna fez uma exposição do seu estudo e ao término foi arguida oralmente pelos membros da Comissão. Após as arguições os membros da banca se reuniram para avaliação e chegaram ao seguinte parecer:

Nome	Parecer	Assinaturas
Bruce Walker Nelson	(X) Aprovou	() Reprovou 
Jochen Schongart	(X) Aprovou	() Reprovou 
Matheus Henrique Nunes	(X) Aprovou	() Reprovou 
Clarissa Alves da Rosa	(X) Aprovou	() Reprovou 
Gustavo Carvalho Spanner	(X) Aprovou	() Reprovou 

Documento assinado digitalmente
GUSTAVO CARVALHO SPANNER
Data: 30/11/2024 20:25:11-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Menção: () "Com Distinção" () "Com Louvor" () "Com Distinção e Louvor"

Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente Ata que, após lida e aprovada, foi assinada pela Coordenação:

Documento assinado digitalmente
gov.br JULIANA SCHIETTI DE ALMEIDA
Data: 03/12/2024 11:07:57-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Juliana Schietti de Almeida
Presidente da Banca / Orientador


Adriano José Nogueira Lima
Coordenador do PPG-CFT
PO. N° 392/2023

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS – MESTRADO/DOCTORADO
Endereço do Instituto: Av. Constelação Cruzeiro do Sul, S/N, Bairro Aleixo,
Conjunto Morada do Sol Prédio nº 155, 1º andar, sala 03, INPA Campus III, CEP:
69060-062, Manaus (AM), Brasil. Telefone: +55 92 3642 4000. E-mail:

FICHA CATALOGRÁFICA

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)

S729r Souza, Marcelle São Pedro Abdiel de
Relação entre estrutura vertical e diversidade de espécies de plantas e animais em uma floresta de terra-firme na Amazônia central / Marcelle São Pedro Abdiel de Souza; orientadora Juliana Schietti; coorientador Scott Stark. - Manaus : [s.l.], 2024.

1.98 mb
79 p. : il. color.

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2024.

1. Fauna - Amazônia Central. 2. Flora - Amazônia Central. I. Schietti, Juliana. II. Stark, Scott. III. Título.

CDD 580.9811

SINOPSE

A estrutura florestal desempenha um papel importante na determinação da adequação do habitat para plantas e animais, mas essas relações são pouco caracterizadas para diferentes comunidades biológicas em florestas tropicais. No primeiro capítulo, usamos o lidar terrestre portátil para quantificar métricas estruturais e determinar sua contribuição na previsão da diversidade de espécies e mudanças de composição entre parcelas para nove grupos biológicos em uma floresta de terra-firme. No segundo capítulo, nós investigamos como a diversidade e composição de espécies e a densidade da madeira variam ao longo dos estratos verticais da floresta e como essas relações são moduladas pela profundidade do lençol freático.

Palavras-chave: floresta tropical, estrutura vertical da floresta, ecologia de comunidade, sensoriamento remoto lidar, partição de nicho, microambientes de luz, diversidade de espécies, densidade da madeira, disponibilidade de água.

DEDICATÓRIA

Dentre tantas dedicatórias que habitam meu coração, eu escolho dedicar esta tese a todas as pessoas que foram acometidas pela COVID-19 e já não se encontram mais neste plano, bem como aos cientistas que trabalharam arduamente no combate a esta doença, visto que parte do meu doutorado aconteceu durante a pandemia e eu nunca esquecerei deste pesadelo que vivemos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu pai Oxalá e a toda espiritualidade amiga que me acompanha, me aconselha, me revigora. Gratidão à energia maravilhosa, forte e intensa da Floresta Amazônica.

Agradeço a minha família maravilhosa, por me dar todo o apoio emocional e psicológico, todo o apoio financeiro nos momentos de aperto, todo o amor que nutre e que colore a vida. A minha maior força vem de vocês. Obrigada mãezinha Daisy e paizinho Marcelino, meus irmãos Matheus e Diego, meus sobrinhos lindos Matheuzinho, Lorenzo e Lorena, e minha cunhada querida Marina. Agradeço ao meu companheiro Eive, que trouxe muita alegria e amor para a minha vida, me proporcionando as melhores danças com muita energia paraense, não medindo esforços para me ver sorrindo, para me ver dormindo bem, me alimentando bem, principalmente neste furacão chamado “reta final do doutorado”. Vocês me fazem sentir imensamente acolhida e amada.

Agradeço a todos os meus amigos. Aos que estão fisicamente longe, aos que estão perto, aos que ganhei ao longo desses 5 anos de doutorado e 8 anos de Manaus. São muitos nomes, muitos contextos, diferentes áreas da vida, amigos nacionais, amigos internacionais. Jamais conseguiria resumir em poucas palavras. Prefiro continuar nutrindo cada um de vocês e continuar sendo digna de tanto amor e carinho. Todos vocês são inexplicavelmente especiais para mim. A vida é muito mais saborosa com a amizade de cada um.

Agradeço a minha orientadora Juliana Schietti, que trabalha comigo desde o meu mestrado, sempre com muita paciência, lidando com meus pontos fortes e fracos. Agradeço por sempre acreditar em mim, no meu potencial. Agradeço por todas às vezes que ela me acalmou e contribuiu com tamanha competência profissional que ela tem.

Agradeço ao companheirismo de todos da Família Vegetal. Eu não tenho palavras para expressar toda a gratidão que eu sinto por fazer parte dessa família. Obrigada por todos os momentos que vivemos juntos, por todo o carinho, o apoio, as lutas, as discussões científicas, os encontros com comidinhas gostosas. Vocês são demais! Em especial, agradeço ao Erick, que sempre me acompanhou, me apoiou e me deu muita força durante todos estes anos.

Agradeço a Hanna Tuomisto e Gabriela Zuquim por terem me recebido com muito carinho na Universidade de Turku durante o meu doutorado sanduíche na Finlândia, trazendo grandes

contribuições para minha pesquisa. Estendo os meus agradecimentos a todas as pessoas fora e dentro do ambiente acadêmico que tive o prazer de conhecer durante o meu intercâmbio.

Agradeço a todo o apoio do meu coorientador Scott Stark durante o meu doutorado, principalmente com os dados de lidar. Agradeço igualmente a Marielle Smith, sempre muito presente e colaborativa.

Agradeço ao Pedro Pequeno por todo o suporte que me deu nesta reta final, quando eu já não via luz no fim do túnel. Desde que conheci o Pedro nos meus primeiros dias de mestrado, lá em 2017, nunca deixei de admirar sua inteligência e humildade. Acredito que o Pedro nunca saberá o impacto positivo que ele teve nesta trajetória e eu nunca saberei explicar. A ciência brasileira tem um grande cientista, pesquisador e professor na Amazônia com quem eu tenho a honra de trabalhar.

Agradeço ao INPA pela oportunidade de cursar mestrado e doutorado no PPG-CFT. Agradeço a bolsa de estudos durante o meu doutorado financiada pela FAPEAM e ao financiamento em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), Código Financeiro 001. Agradeço ao programa europeu ERASMUS+ pela bolsa de estudos concedida para a realização do doutorado sanduíche na Finlândia. Agradeço ao Projeto de Pesquisa Ecológica de Longa Duração (PELD) que financiou levantamentos da biodiversidade da maioria dos grupos biológicos estudados na minha tese.

RESUMO

Uma questão central em ecologia é como o habitat influencia a distribuição e a diversidade das espécies no espaço. A estrutura florestal desempenha um papel importante na determinação da adequação do habitat para plantas e animais, mas essas relações são pouco caracterizadas para diferentes comunidades biológicas em florestas tropicais. **No primeiro capítulo**, usamos o lidar terrestre portátil para quantificar métricas estruturais e determinar sua contribuição na previsão da diversidade de espécies e mudanças de composição entre parcelas para nove grupos biológicos em uma floresta de terra-firme. Para cada grupo, calculamos o índice alfa de Fisher e resumimos a composição da comunidade usando a Análise de Coordenadas Principais. Como os organismos biológicos também podem reagir diretamente às condições hidroedáficas, realizamos uma análise de partição de variação usando regressões lineares para separar a contribuição relativa das métricas estruturais e das variáveis hidroedáficas. **No segundo capítulo**, nós analisamos estas relações a nível de estrato e não somente entre parcelas, já que os microambientes entre estratos associados a estrutura vertical também variam, com gradientes ambientais no espaço horizontal podendo modular estas relações. Nós investigamos como a diversidade e composição de espécies e a densidade da madeira variam ao longo dos estratos verticais da floresta e como essas relações são moduladas pela profundidade do lençol freático. Nós utilizamos dados de 23 parcelas de uma floresta de terra-firme, onde cada parcela foi dividida em 10 estratos verticais. Utilizamos como variáveis respostas o índice de alfa de fisher, o primeiro eixo de ordenação da composição de espécies e o valor médio da densidade da madeira ponderado pela abundância relativa de cada espécie no estrato. Utilizamos modelos lineares generalizados mistos para análise estatística. **No primeiro capítulo**, como principais resultados encontramos que a estrutura da floresta foi relacionada à diversidade e composição de alguns grupos, especificamente plantas, anuros e aves. A altura média do dossel, o volume da altura da área foliar e a assimetria do perfil vertical explicaram mais de um terço da diversidade de espécies de palmeiras e árvores, com valores mais altos relacionados à maior diversidade de espécies. As variáveis hidroedáficas foram os preditores mais importantes do eixo de composição principal para grupos de plantas, mas algumas métricas estruturais explicaram mais de 30% do eixo de composição secundário para samambaias+licófitas, árvores, aves e anuros. **No segundo capítulo**, encontramos que uma estratificação vertical significativa da composição de espécies com base na presença-ausência e da densidade da madeira, especialmente em áreas com lençol freático mais profundo. Os estratos mais altos apresentaram maior densidade da madeira, provavelmente devido às maiores necessidades de suporte mecânico e à eficiência do transporte de água. Não encontramos fortes evidências de

estratificação vertical da diversidade de espécies e da composição com base na abundância relativa. Esta tese reforça o potencial de estimar a diversidade de espécies e as mudanças de composição em gradientes estruturais usando métricas derivadas de lidar em florestas tropicais, além de destacar a importância de considerar características funcionais e gradientes verticais e hidrológicos em estudos ecológicos e no manejo florestal, com implicações para a conservação da biodiversidade e o armazenamento de carbono.

Palavras-chave: floresta tropical, estrutura vertical da floresta, ecologia de comunidade, sensoriamento remoto lidar, partição de nicho, microambientes de luz, diversidade de espécies, densidade da madeira, disponibilidade de água.

ABSTRACT

A central question in ecology is how habitat influences the distribution and diversity of species in space. Forest structure plays an important role in determining habitat suitability for plants and animals, but these relationships are poorly characterized for different biological communities in tropical forests. **In the first chapter**, we used ground-based lidar to quantify structural metrics and determine their contribution in predicting species diversity and compositional changes between plots for nine biological groups in a terra-firme forest. For each group, we calculated Fisher's alpha index and summarized community composition using Principal Coordinates Analysis. As biological organisms may also react directly to hydro-edaphic conditions, we carried out variation partitioning analysis using linear regressions to disentangle the relative contribution of structural metrics and hydro-edaphic variables. **In the second chapter**, we analyze these relationships at the stratum level and not just between plots, since the microenvironments between strata associated with vertical structure also vary, with environmental gradients in horizontal space being able to modulate these relationships. We investigated how species diversity, composition and wood density vary across vertical forest strata and how these relationships are modulated by water table depth. We used data from 23 plots in a terra-firme forest, where each plot was divided into 10 vertical strata. We used Fisher's alpha index, the first ordination axis of species composition, and the mean value of wood density weighted by the relative abundance of each species in the stratum as response variables. We used generalized linear mixed models for statistical analysis. **In the first chapter**, the main results were that the forest structure was related to the diversity and composition of certain groups, specifically plants, anurans, and birds. Mean canopy height, leaf area height volume, and skewness explained more than one-third of species diversity of palms and trees, with higher values relating to higher species diversity. Hydro-edaphic variables were the most important predictors of the main compositional axis for plant groups, but some structural metrics explained more than 30% of the secondary compositional axis for ferns+lycophytes, trees, birds, and anurans. **In the second chapter**, we found significant vertical stratification of species composition based on presence-absence and wood density, especially in areas with a deeper water table. The higher strata had higher wood density, probably due to greater mechanical support needs and water transport efficiency. We found no strong evidence of vertical stratification of species diversity and composition based on relative abundance. This thesis reinforces the potential for estimating species diversity and compositional changes across structural gradients using lidar-derived metrics in tropical forests and highlights the importance of considering functional traits and both vertical and hydrological gradients in ecological studies and forest management, with implications for biodiversity conservation and carbon storage.

Keywords: tropical forest, vertical forest structure, community ecology, lidar remote sensing, niche partitioning, light microenvironments, species diversity, wood density, water availability.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	1
LISTA DE FIGURAS.....	1
INTRODUÇÃO GERAL	5
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	6
CAPÍTULO 1	9
CAPÍTULO 2	58
CONSIDERAÇÕES FINAIS	79

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Resumo do delineamento amostral para cada grupo biológico. As parcelas têm uma linha central de 250 m de comprimento seguindo uma isolinha altitudinal para minimizar a variação de altitude e solo dentro da parcela. A amostragem foi realizada em diferentes larguras de parcela, de acordo com o grupo pesquisado.

Tabela 2. Resumo das 10 métricas estruturais individuais usadas para representar a estrutura da floresta.

Tabela 3. O intervalo de tempo entre o censo de cada grupo biológico e o levantamento com lidar (2009). Para os grupos biológicos com dois anos de amostragem, foi considerado o último ano, e para aqueles com mais de dois anos de amostragem, foi considerado o ano médio.

Tabela 4. Estatísticas descritivas da estrutura da floresta e dos preditores hidroedáficos usados nos modelos lineares entre as 23 parcelas: valores médios com desvio padrão (DP) entre parênteses, valores mínimos e máximos e coeficiente de variação (CV, em porcentagem).

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1. Diagrama para ilustrar as métricas de estrutura florestal derivadas de um único lidar usadas neste estudo, aplicadas à Reserva Ducke. Linha superior: mostra as métricas de altura da vegetação e quantidade de folhas e perfis verticais. (a) Diagrama da estrutura da floresta para ilustrar como as métricas foram calculadas na escala da parcela, incluindo as alturas máxima (vermelha) e média do dossel (azul) (a altura do quantil superior de 99,5 do LAI e a altura média da superfície do dossel, respectivamente) e uma lacuna na floresta (verde, usada para calcular a fração da lacuna). (b) Perfil da densidade média da área foliar (LAD) em nível local (linha central verde dentro do envelope do intervalo de confiança de 95%) mostrando a quantidade de folhas em cada altura e os valores médios em nível local da altura máxima e média do dossel (linhas

horizontais vermelhas e azuis, respectivamente); os valores de LAD podem ser somados para fornecer o índice de área foliar (LAI, não mostrado, valor médio em nível local de 5.87 m² m⁻²); (c) representação do volume médio da altura da área foliar (LAHV, 85,90 m³) em nível local, uma medida do volume da vegetação (calculada pela multiplicação do valor de LAD em cada altura pela respectiva altura); (d) perfil médio de transmissão de luz em nível local mostrando a fração de luz incidente no topo do dossel e a altura na qual há 50% de luz incidente (19,65 m). Linha inferior: apresenta dados para ilustrar as métricas da variabilidade da altura da vegetação e da estrutura vertical da floresta usando os valores mais baixos (azul) e mais altos (vermelho) da escala da parcela. (e) Valores baixos de razão elevação-relevo (ERR) (<0,5) indicam que a superfície externa do dossel está predominantemente localizada na região inferior da faixa de altura, enquanto valores mais altos de ERR (>0,5) indicam que a maior parte da superfície está nas regiões superiores da faixa de altura. (f) Valores baixos e positivos de assimetria (azul) indicam que a área foliar está distribuída de maneira bastante uniforme ao longo do perfil vertical (e um valor negativo de assimetria - não mostrado - indica que o perfil da área foliar está inclinado em direção ao dossel superior), enquanto valores mais altos de assimetria (vermelho) resultam de perfis de área foliar com maior quantidade de folhas na parte inferior do dossel. (g) Valores baixos ou negativos de curtose indicam perfis de LAD que têm caudas mais finas e picos mais planos (ou seja, o perfil de LAD é menos variável e a área foliar é mais distribuída ao longo do perfil), enquanto perfis de LAD com caudas mais gordas ou que são mais “pontagudos” (ou seja, perfis de LAD mais variáveis, mas com área foliar distribuída em média em uma faixa de altura menor) têm valores de curtose mais altos ou positivos. (h) Os valores do Índice de Shannon do dossel são altos para parcelas de floresta com perfis LAD mais longos ou mais uniformemente distribuídos (perfil vermelho). Em (e-h), as linhas são ajustes suavizados de loess com uma amplitude de 0,2 para facilitar as tendências visuais.

Figura 2. Análise de componentes principais (dois primeiros eixos) das 10 métricas de estrutura florestal individuais para as 23 parcelas na Reserva Ducke. Para ver as abreviações e unidades das métricas estruturais, consulte a Tabela 2 do material suplementar.

Figura 3. Particionamento da variação para o índice alfa de Fisher de cada grupo biológico. A contribuição relativa da estrutura da floresta (verde) é representada por métricas individuais ou multivariadas (a última consiste em eixos de PCA baseados na primeira). Os grupos biológicos não apresentados na figura não mostraram relações significativas entre a diversidade de espécies e a estrutura da floresta ou o ambiente hidroedáfico.

Figura 4. Regressões lineares simples entre métricas de estrutura florestal (simples ou multivariadas, sendo que a última consiste em eixos de PCA baseados na primeira) e o índice Alfa de Fisher (a), composição de espécies com base em dados de abundância (b) e dados de presença-ausência (c). Essas relações foram selecionadas com base na maior proporção de variação após as análises de partição de variação.

Figura 5: Particionamento da variação de mudanças na composição de espécies usando dados de abundância. Em cada gráfico, a métrica de estrutura florestal representa o particionamento da variação de um modelo completo que inclui a respectiva métrica estrutural e variáveis hidroedáficas. As barras verdes representam a estrutura da floresta (métrica individual ou multivariada), as barras azuis representam o ambiente hidroedáfico (distância vertical do terreno à drenagem de água mais próxima e soma das bases) e as barras cinzas representam a contribuição compartilhada entre a métrica estrutural e as variáveis hidroedáficas. Os grupos não apresentados na figura não mostraram relações com a estrutura da floresta ou o ambiente hidroedáfico.

Figura 6. Particionamento da variação de mudanças na composição de espécies usando dados de presença-ausência. Em cada gráfico, a métrica de estrutura florestal representa o particionamento da variação de um modelo completo que inclui a respectiva métrica estrutural e variáveis hidroedáficas. As barras verdes representam a estrutura da floresta (métrica única ou multivariada), as barras azuis representam o ambiente hidroedáfico (distância vertical do terreno à drenagem de água mais próxima e soma das bases) e as barras cinzas representam a contribuição compartilhada entre a métrica estrutural e as variáveis hidroedáficas. Os grupos não apresentados na figura não mostraram relações com a estrutura da floresta ou com o ambiente hidroedáfico. Os resultados para palmeiras e árvores com DBH > 10 cm estão disponíveis na Figura S8, Recurso on-line (Material Suplementar).

Capítulo 2

Figura 1. Regressões parciais do modelo do logaritmo do índice Alfa de Fisher em função do estrato vertical e HAND. Cada ponto representa um estrato dentro de uma parcela ($n = 230$). As linhas representam o ajuste do modelo para cada variável preditora. O eixo vertical são resíduos parciais, e os gráficos mostram a resposta da variável dependente a cada preditor controlando os efeitos dos demais preditores incluídos no modelo.

Figura 2. Regressões parciais do modelo de mudança de composição de espécies em função do estrato vertical e HAND, baseado em dados de abundância relativa (a) e de presença e ausência de espécies (b). Cada ponto representa um estrato dentro de uma parcela ($n = 230$). As linhas representam o ajuste do modelo para cada variável preditora. O eixo vertical são resíduos parciais, e os gráficos mostram a resposta da variável dependente a cada preditor controlando os efeitos dos demais preditores incluídos no modelo. Gráfico sem linha de tendência não apresentou relação significativa entre preditor e variável dependente ($p < 0,05$). O HAND de 24 m representa o valor da mediana a partir do qual a taxa de mudança da composição de espécies com a altura do estrato vertical é maior.

Figura 3. Regressões parciais do modelo do logaritmo da densidade da madeira em função da interação entre estrato vertical e HAND. Cada ponto representa um estrato vertical dentro de uma parcela ($n = 230$). As linhas representam o ajuste do modelo para a interação considerando parcelas com lençol freático raso (HAND abaixo da mediana; esquerda) e profundo (HAND acima da mediana; direita). O eixo vertical são resíduos parciais, e os gráficos mostram a resposta da variável dependente a cada preditor controlando os efeitos dos demais preditores incluídos no modelo. O HAND de 24 m representa o valor da mediana a partir do qual a taxa de mudança da composição de espécies com a altura do estrato vertical é maior.

INTRODUÇÃO GERAL

Uma questão central em ecologia é como o habitat influencia a distribuição e a diversidade das espécies no espaço. Topografia, condições hidroedáficas, interações bióticas e distúrbios estão entre os fatores conhecidos da distribuição das espécies amazônicas em escala local (Schietti et al. 2014; Menger et al. 2017; Silva et al. 2021). A estrutura da floresta - ou seja, a distribuição vertical e horizontal da vegetação acima do solo - pode influenciar a complexidade do habitat e impactar os nichos ecológicos, sendo, portanto, também um importante impulsionador das comunidades biológicas, conforme relatado inicialmente há mais de cinco décadas (MacArthur e MacArthur 1961; Recher 1969). No entanto, as condições ambientais estão correlacionadas tanto com as comunidades biológicas quanto com a estrutura da floresta, o que dificulta a avaliação da relação entre a estrutura da floresta e a diversidade e composição de espécies, separando da contribuição ambiental (Castilho et al. 2006; Marciente et al. 2015; Schietti et al. 2016). Além disso, os estudos disponíveis que investigam essa relação foram realizados em florestas temperadas (Marks et al. 2016; Zellweger et al. 2016; Penone et al. 2018) e pouco explorados em florestas tropicais (Bohlman 2015; Draper et al. 2021).

A complexidade estrutural das florestas tropicais é marcada por uma estratificação vertical composta por diferentes camadas, como o sub-bosque, o dossel e as árvores emergentes, cada uma oferecendo condições microambientais únicas que podem influenciar a diversidade, a composição de espécies e características funcionais nos diferentes estratos verticais (Denslow 1987, Brokaw 1985, Montgomery & Chazdon 2001), contribuindo para a resiliência e funcionalidade do ecossistema, influenciando os padrões ecológicos e a dinâmica da floresta (Bunker et al., 2005; Wright, 2005). Apesar da relevância da estrutura vertical e microambientes associados para diferentes comunidades ecológicas, a maioria dos estudos que avaliaram essa relação a nível de estrato e não somente entre locais tiveram como foco comunidades de animais (Bernard 2001; de Souza Amorim et al. 2022), com poucos estudos avaliando comunidades arbóreas, principalmente em florestas tropicais (Bohlman 2015; Draper et al. 2021).

A presente tese teve como objetivo geral avaliar a relação entre estrutura vertical e diversidade de espécies de plantas e animais em uma floresta de terra-firme na Amazônia central. No capítulo 1, usamos o lidar terrestre portátil para quantificar a estrutura da floresta e separar seus efeitos das variáveis hidroedáficas na predição da diversidade e composição de espécies de plantas e animais. No capítulo 2, avaliamos (i) como a diversidade, a composição e a densidade da madeira de espécies de árvores mudam ao longo dos estratos verticais da floresta e (ii) como a profundidade do lençol freático modula essas relações.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bernard, E. (2001). Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17(1), 115–126. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001079>
- Bohlman, S. A. (2015). Species diversity of canopy versus understory trees in a neotropical forest: Implications for forest structure, function and monitoring. *Ecosystems*, 18, 658–670. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9854-0>
- Brokaw, N. V. L. (1985). Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66(3), 682–687. <https://doi.org/10.2307/1940529>
- Bunker, D. E., DeClerck, F., Bradford, J. C., Colwell, R. K., Perfecto, I., Phillips, O. L., Sankaran, M., & Naeem, S. (2005). Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, 310(5750), 1029–1031. <https://doi.org/10.1126/science.1117682>
- Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N. O., Luizão, R. C. C., 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024>
- de Souza Amorim, D., Brown, B. V., Boscolo, D., et al. (2022). Vertical stratification of insect abundance and species richness in an Amazonian tropical forest. *Scientific Reports*, 12(1), 1734. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05677-y>
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 431–451.
- Draper, F. C., Costa, F. R. C., Arellano, G., Phillips, O. L., Duque, Á., et al. (2021). Amazon tree dominance across forest strata. *Nature Ecology and Evolution*, 5(6), 757–767. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01418-y>
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594–598.

- Marciente, R., Bobrowiec, P. E. D., & Magnusson, W. E. (2015). Ground-vegetation clutter affects phyllostomid bat assemblage structure in lowland Amazonian forest. *PLoS ONE*, 10(6), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129560>
- Marks, C. O., Muller-Landau, H. C., & Tilman, D. (2016). Tree diversity, tree height and environmental harshness in eastern and western North America. *Ecology Letters*, 19(7), 743–751. <https://doi.org/10.1111/ele.12608>
- Menger, J., Magnusson, W. E., Anderson, M. J., et al. (2017). Environmental characteristics drive variation in Amazonian understorey bird assemblages. *PLoS ONE*, 12(2), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171540>
- Montgomery, R. A., & Chazdon, R. L. (2001). Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology*, 82(10), 2707–2718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2707:FSCAAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2707:FSCAAL]2.0.CO;2)
- Penone, C., Allan, E., Soliveres, S., Felipe-Lucia, M. R., et al. (2018). Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features. *Ecology Letters*, 22(1), 170–180. <https://doi.org/10.1111/ele.13182>
- Recher, H. F. (1969). Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *The American Naturalist*, 103(929), 75–80. <https://doi.org/10.1086/282583>
- Schietti, J., Emilio, T., Rennó, C. D., et al. (2014). Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology and Diversity*, 7(1–2), 241–253. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.783642>
- Schietti, J., Martins, D., Emilio, T., et al. (2016). Forest structure along a 600 km transect of natural disturbances and seasonality gradients in central-southern Amazonia. *Journal of Ecology*, 104, 1335–1346. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12596>
- Silva, W. R., Pequeno, P. A. C. L., Farias, H. L. S., Melo, V. F., et al. (2021). Environmental filters and biotic interactions drive species richness and composition in ecotone forests of the

northern Brazilian Amazonia. *Boletim Do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 16(2), 229–244.
<https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v16i2.434>

Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(10), 553–560.

Zellweger, F., Baltensweiler, A., Ginzler, C., et al. (2016). Environmental predictors of species richness in forest landscapes: Abiotic factors versus vegetation structure. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1080–1090. <https://doi.org/10.1111/jbi.12696>

CAPÍTULO 1

Marcelle São Pedro, Marielle N. Smith, Gabriela Zuquim, Hanna Tuomisto, Scott C. Stark, Lucas Amaral, Paulo Estefano D. Bobrowiec, Anderson S. Bueno, Ubirajara Capaverde Jr, Carolina Castilho, Erick Esteban, Albertina Lima, William Magnusson, Juliana Menger, Maria Goretti Pinto, Lorena Rincón, Valéria da Cunha Tavares, Fabiano Waldez, Juliana Schietti. **Forest structure predicts plant and animal species diversity and composition changes in an Amazonian forest.**

Status: Em revisão na revista *Biodiversity and Conservation Journal*. Pre-print disponível neste [link](#).

Forest structure predicts plant and animal species diversity and composition changes in an Amazonian forest

Marcelle São Pedro^{1*}, Marielle N. Smith^{2,3}, Gabriela Zuquim⁴, Hanna Tuomisto⁴, Scott C. Stark², Lucas Amaral⁵, Paulo Estefano D. Bobrowiec⁶, Anderson S. Bueno⁷, Ubirajara Capaverde Jr⁸, Carolina Castilho⁹, Erick Esteban¹, Albertina Lima¹, William Magnusson¹, Juliana Menger¹⁰, Maria Goretti Pinto¹, Lorena Rincón¹, Valéria da Cunha Tavares⁶, Fabiano Waldez¹¹, Juliana Schietti^{5,1}

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, Brazil; Michigan State University, East Lansing, Michigan, United States of America; ³Bangor University, Bangor, United Kingdom; ⁴University of Turku, Turku, Finland; ⁵Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM, Brazil; ⁶Instituto Tecnológico Vale, Belém, PA, Brazil; ⁷Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Farroupilha, Júlio de Castilhos, RS, Brazil; ⁸Secretaria de Estado de Segurança Pública de Roraima, Boa Vista, RR, Brazil; ⁹Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Boa Vista, RR, Brazil; ¹⁰Helmholtz Centre for Environmental Research, Leipzig, Germany; ¹¹Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas, Tabatinga, AM, Brazil

* Corresponding author: Marcelle São Pedro (marcellespedro.as@gmail.com)

Acknowledgments

We thank the data provided by Dr. Flávia Costa and the deceased Dr. Jean-Louis Guillaumet and Dr. Marcelo Menin; the Brazilian Program for Biodiversity Research and the Forestplots.net Database for maintaining their data repositories; and the anonymous reviewers for constructive comments.

Abstract:

Forest structure plays an important role in determining habitat suitability for plants and animals, but these relationships are poorly characterized for different biological communities in tropical forests. We used ground-based lidar to quantify structural metrics and determine their contribution in predicting species diversity and compositional changes between plots for nine biological groups in an Amazonian forest. For each group, we calculated Fisher's alpha index and summarized community composition using Principal Coordinates Analysis. As biological organisms may also react directly to hydro-edaphic conditions, we carried out variation partitioning analysis using linear regressions to disentangle the relative contribution of structural metrics and hydro-edaphic variables. Forest structure was related to species diversity and composition of some groups, specifically for plants, anurans, and birds. Mean canopy height, leaf area height volume, and skewness explained more than one-third of species diversity of palms and trees, with higher values relating to higher species diversity. Hydro-edaphic variables were the most important predictors of the main compositional axis for plant groups, but some structural metrics explained more than 30% of the secondary compositional axis for ferns+lycophytes, trees, birds, and anurans. Vegetation height and variability, vegetation quantity, and vertical structure, but not canopy openness, were the main structural characteristics modulating species diversity and composition. Our findings reinforce the potential to estimate species diversity and compositional changes across structural gradients using lidar-derived metrics in a hyper-diverse forest. Understanding these relationships advances our ability to make community predictions useful for conservation and provides new avenues to investigate the mechanisms impacting diversity.

Keywords: rainforest, canopy structure, community ecology, lidar remote sensing, niche partitioning, light microenvironments

1. Introduction

A central question in ecology is how habitat influences species' distribution and diversity in space. Topography, hydro-edaphic conditions, biotic interactions, and disturbances are among the known drivers of Amazonian species distributions at the local scale (Schietti et al. 2014; Menger et al. 2017; Silva et al. 2021). Forest structure – i.e., the vertical and horizontal distribution of aboveground vegetation – may influence habitat complexity and impact ecological niches, therefore also being an important driver for biological communities, as initially reported more than five decades ago (MacArthur and MacArthur 1961; Recher 1969). However, environmental conditions are correlated with both biological communities and forest structure, which makes it difficult to assess the relationship between forest structure and species diversity and composition separating the environmental contribution (Castilho et al. 2006; Marciente et al. 2015; Schietti et al. 2016). Besides, the available studies investigating this relationship were carried out in temperate forests (Marks et al. 2016; Zellweger et al. 2016; Penone et al. 2018) and little explored in tropical forests (Bohlman 2015; Draper et al. 2021).

Forest structure can be described as the distribution of plant properties along the horizontal and vertical space aboveground, and the microenvironments created by those plant structures in terms of light and impacts on microclimate via both radiation interception and boundary layer (Bourgeron 1983; Davis and Johnson 2000; Vinod et al. 2022). Wind and temperature changes mix canopy air, creating turbulence that affects humidity and temperature within the canopy (Vinod et al. 2022). At a local scale, a forest can have similar maximum canopy heights and vertical leaf area distributions but different horizontal structures, such as the number of canopy gaps and their spatial distribution, impacting microclimate and light penetration. This local variation creates different potential ecological niches that may affect habitat selection and, consequently, the composition and abundance of animal and plant species (Hutchinson 1957; Davies and Asner 2014; Walter et al. 2021). Forest structure results from forest dynamics and community scale demography, which integrate crown sizes and types and feedback among them (Stark et al. 2015). For instance, larger trees reduce understory tree growth; loss of emergent trees promotes rapid sub-canopy tree growth, which may in turn, shade out underlying understory vegetation. Therefore, tree growth, recruitment, and death across size classes create forest structure and are impacted by it (Stark et al. 2015).

Predicting relationships between forest structure and biological groups is challenging because vegetation dynamics, mainly of trees, are integral components of forest structure. In this context, it is helpful to divide the groups into those that directly impact forest structure and those that are

mostly impacted by it. Light is an essential resource for plant photosynthesis, establishment, and development (Walter 1971; Salisbury and Ross 1992), being the most important link between vertical structure and plant communities. Vascular plant species vary in light requirements through morphological and physiological adaptations that can change during their life cycle (Denslow 1987; Kern et al. 2013; Rundel et al. 2020). Large trees determine forest height, while understory small plants are influenced by forest structure's effect on light (Parker et al. 2001). Intermediate-sized trees and palms are impacted by the upper canopy layers and increase the density of the intermediate canopy layers, thereby affecting forest structure that is relevant for lower understory vegetation.

Forest structure impacts flying and terrestrial animals by providing varied nesting, resting, refuge, food, and microhabitats (MacArthur and MacArthur 1961; Tews et al. 2004; Simonson et al. 2014). Many bird species need a dark, closed understory for foraging and nesting, while others prefer open areas, where increased understory light increases food availability, such as fruits and arthropods (Malmborg and Willson 1988; Richards and Coley 2007; Cintra et al. 2006). Dense vegetation can obstruct bats, hindering their flight and reception of echolocation signals to detect potential obstacles and prey (Arlettaz et al. 2001; Rainho et al. 2010; Capaverde et al. 2018). Terrestrial animals such as anurans and lizards are sensitive to microenvironmental conditions (light, temperature, wind) determined by forest structure, which affects their ability to regulate body temperature and, thus, effectively forage, reproduce, and carry out metabolic processes (Pringle et al. 2003).

In Amazonia, studies have linked different aspects of forest structure to species composition, diversity, or abundance of bats (Marciente et al. 2015; Capaverde et al. 2018), birds (Cintra et al. 2006), reptiles (Fraga et al. 2018), amphibians (Menin et al. 2007; Landeiro et al. 2014; Ferreira et al. 2018) and palms (Cintra et al. 2005) at local or regional scales. However, these studies used structural metrics that potentially provided an incomplete representation of forest variability from ground to top canopy. Forest structure is complex to represent and difficult to quantify using traditional methods (MacArthur and Horn 1969). Moreover, separating the impact of forest structure from other environmental factors on species diversity and composition is challenging. At both local and regional scales, soil physical and chemical properties and hydrological conditions affect forest dynamics and structure (Castilho et al. 2006; Schietti et al. 2016, Sousa et al. 2022), plants' diversity and composition (Schietti et al. 2014; Tuomisto et al. 2014; Marca-Zevallos et al. 2022), and animals (Rojas-Ahumada et al. 2012; Menger et al. 2017; Fraga et al. 2018). For an in-depth understanding of the relative role of forest structure to species diversity and composition, it is crucial to disentangle its contribution from environmental conditions.

Lidar technology enables fine-scale quantification of forest structure characterizing its multi-dimensional nature (Lefsky et al. 2002; Fahey et al. 2019). It provides structural parameters at ecologically relevant scales efficiently and cost-effectively (Stark et al. 2012, 2015; Almeida et al. 2019; Smith et al. 2023). We used ground-based lidar to quantify forest structure and disentangle its effects from hydro-edaphic variables in predicting species diversity and composition changes of plants and animals in an Amazonian forest. We hypothesize that some biological groups will directly relate to forest structure due to its associated habitat complexity and ecological niches, with plant groups also directly relating to hydro-edaphic conditions that represent essential plant resources. The greater forest structure differences between areas (plots within-site), the greater differences in structure-associated environmental conditions and resources, selecting different species and thus promoting spatial changes in community composition. We expect that (i) species composition changes of trees, palms, and flying animals will relate to structural metrics representing the vegetation vertical distribution, such as canopy Shannon index, and (ii) species composition of terrestrial herbs and animals will relate to structural metrics representing light and humidity microenvironments, such as gap fraction and height of 50% incident light. We also expect that the greater the structural complexity, the greater the species diversity due to more potential ecological niches, meaning that iii) intermediate vegetation density and openness offer shade-to-partial sun niches and then will harbor greater species diversity of trees, palms, terrestrial herbs, flying animals, and lizards. In contrast, (iv) denser and evenly distributed vegetation will support greater anuran diversity due to the importance of higher humidity and low-light microenvironments for this group.

2. Materials and Methods

2.1. Study area and sampling design

The research was conducted in the *Reserva Florestal Ducke* (hereafter Ducke Reserve), a long-term ecological research site located 26 km northeast of Manaus, Amazonas State, Brazil (2°57' 46.41''S; 59°55'22.21''W), in the central region of the Amazon basin. The study area covers 10,000 ha (10 × 10 km) of lowland evergreen *terra-firme* tropical rainforest, with a closed canopy of 30-37 m and emergent trees reaching 40-45 m high (Ribeiro et al. 1999). The elevation range is 30-120 m a.s.l. and soils are derived from tertiary marine sediments of the Alter-do-Chão formation (Chauvel et al. 1987). The local relief is well dissected by the hydrographic system, resulting in a gradient of soil moisture and texture from clayey plateaus with deep water tables,

gradually changing towards sandy valleys with shallow water tables (Chauvel et al. 1987; Hodnett et al. 1997; Tomasella et al. 2008). According to a long-term local climate record (1966-2016), the mean annual temperature is $26^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ and the mean annual rainfall is 2572 ± 351 mm, with the driest month (< 100 mm rainfall) in August and the wettest month in April (Esteban et al. 2021).

The sampling design consists of 72 permanent plots distributed regularly at 1 km intervals, covering 64 km^2 of a grid formed by 8 km long trails (Magnusson et al. 2005; Costa and Magnusson 2010). Each plot is positioned along a 250-m long central line following an altitudinal isoline to minimize altitude and soil variation within the plot, with different widths (and hence, sampling areas) applied for different taxa of interest (Magnusson et al. 2005; Costa and Magnusson 2010; Table 1).

2.2. Biological data

We focused our analyses on nine groups: ferns+lycophytes, angiosperm herbs, palms, trees $\text{DBH} \geq 1\text{cm}$, trees $\text{DBH} \geq 10\text{cm}$, frugivorous bats, birds, lizards, and anurans. Animals and plants were sampled in the same 23 plots where lidar data were collected, although not all groups were sampled in all 23 plots (Table 1).

Table 1. Summary of the sampling design for each biological group. Plots have a 250-m long central line following an altitudinal isoline to minimize altitude and soil variation within the plot. Sampling was carried out in different plot widths according to the group being surveyed.

Biological group	Number of plots	Plot sampling width (m)	Census year/period	Data reference
Ferns+lycophytes	17	1	2001 to 2002	Costa et al. 2005
Angiosperm herbs	19	2	2001 to 2002	
Palms	23	4	2003	Costa et al. 2009
Trees above 1 cm DBH	17	4	2007 to 2009	Castilho et al. 2010
Trees above 10 cm DBH	23	20	2007 to 2009	

Frugivorous bats	11	Central line	2013 to 2014	Capaverde et al. 2018
Birds	14	Central line	2009	Bueno et al. 2012
Lizards	22	10 m	2004	Pinto 2006
Anurans	23	20 m	2002 to 2004	Menin et al. 2007

The summary description of the sampling methodology and species identification for each biological group can be found on the Online Resource. The full description is available in the above data references for each biological group (Table 1). Tree data and metadata are available in the ForestPlots.net database. Metadata of terrestrial herbs, palms, birds, lizards, and anurans are available in the PPBio Repository.

2.3. Predictor variables

2.3.1. Forest structure

We used lidar-derived metrics to represent forest structure, considering them single metrics when only one metric was used, and multivariate metrics when one of the first two axes of a Principal Component Analysis (PCA) was used, which integrated single metrics according to patterns of covariation. Ground-based profiling canopy lidar surveys were conducted in April 2009 along the central lines of 23 plots each 250 m in length, using a Riegl LD90-3100VHS-FLP (Riegl Laser Measurement Systems, Horn, Austria). The range-finding laser of the ground-based lidar system operates in the near-infrared (NIR) range of wavelengths at a sampling rate of 1000 Hz (Parker et al 2004). Lidar surveys were conducted by walking along forest trails at a constant pace with the instrument pointing upwards, capturing pulse return information in two-dimensional ‘slices’ where the Y dimension is the return height, and the X dimension is the distance walked along the transect (Parker et al. 2004). Pulse returns were converted to estimates of leaf area density per voxel (LAD, m² m⁻³) at a 2 m horizontal x 1 m vertical resolution by applying the MacArthur-Horn method, which estimates voxel-level LAD based on the number of pulse returns at the boundaries of vertically sequential voxels (MacArthur & Horn 1969) as per Stark et al. (2012), using first returns only (following Smith et al. 2019 and Smith et al. 2023). Detailed descriptions of the lidar processing protocol are available in Stark et al. (2012) and Smith et al. (2019; 2023).

We generated 10 single structural metrics for each plot, representing key aspects of forest structure that we hypothesized to be important for local species diversity and community composition (Table 2 and Figure 1). The metrics were grouped into those that describe vegetation height and variability, vegetation quantity, vegetation openness, and vertical structure. We did not test the correlation between structural metrics because they were included separately in our models (see Data Analysis subsection).

Table 2. Summary of the 10 single structural metrics used to represent forest structure.

Structural metric (unit)	Description
<i>Vegetation height and variability</i>	
Maximum canopy height (m)	Calculated as the 99.5th upper LAI quantile height
Mean canopy height (m)	Calculated as the mean canopy surface height
Elevation-relief ratio (ERR, dimensionless)	Values indicate the extent to which the canopy outer surfaces are predominantly in the upper (>0.5) vs. lower (<0.5) portions of the height range (Pike and Wilson 1971).
<i>Vegetation quantity</i>	
Leaf area index (LAI, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)	Sum of leaf area density (LAD) values at each height
Leaf area height volume (LAHV, m^3)	Sum of LAD at each height in the vertical profile x height of the respective vertical layer (Almeida et al. 2019). LAHV is a metric of vegetation volume.
<i>Vegetation openness</i>	
Gap fraction	Fraction of the plot transect without vegetation-containing voxels above a threshold height of 10 m.

Vertical structure

Height of 50% incident light (m)	Height at which the fraction of incident light is 50% (calculated from light transmission profiles as per Stark et al. 2012) (Smith et al. 2023)
Skewness	Skewness of the vertical LAD profile converted to density distribution (Smith et al. 2023). A measure of the asymmetry of the LAD profile, where a large positive skewness value indicates that the LAD profile is more "bottom heavy" (i.e., it has greater leaf area at lower vegetation heights), a smaller (positive) skewness indicates that vegetation is more evenly distributed along the profile, and a negative value indicates a "top-heavy" LAD profile.
Kurtosis	Kurtosis of the vertical LAD profile converted to density distribution (Smith et al. 2023). This is predominantly a measure of the tailedness of the LAD profile (i.e., the degree and presence of outliers) and can also inform about the shape of the profile (e.g., peaked vs. flat). High kurtosis values indicate that the LAD distribution is fat-tailed with a high frequency of outliers (leptokurtic) and tends to be more peaked, while low values indicate that the LAD distribution is thin-tailed with a low frequency of outliers (platykurtic), often with a flattened peak.
Canopy Shannon index	A measure of canopy structural diversity;

higher values indicate that vegetation is distributed across a greater vertical extent and/or more evenly across the profile (Stark et al. 2012). As per Shannon and Weaver (1959), it is calculated as $\sum q_j \ln(q_j)$ Where q_j is the LAD of each horizontal stratum of the LAD profile, expressed as a proportion of the total (plot-level) leaf area (LAI).

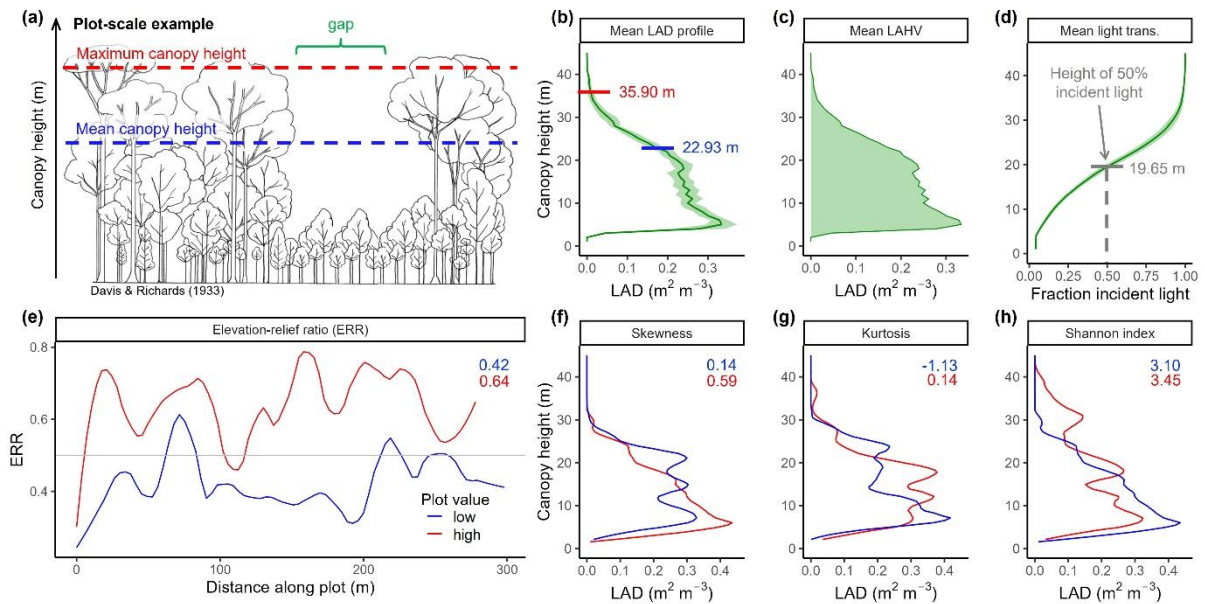


Figure 1. Diagram to illustrate the single lidar-derived metrics of forest structure used in this study as applied to Ducke Reserve. *Top row:* shows metrics of vegetation height and leaf quantity, and vertical profiles. (a) Forest structure diagram to illustrate how metrics were calculated at the plot-scale, including maximum (red) and mean canopy (blue) heights (the 99.5th upper LAI quantile height and the mean canopy surface height, respectively), and a forest gap (green, used to calculate gap fraction). (b) Site-level mean leaf area density (LAD) profile (green central line within 95% confidence interval envelope) showing the quantity of leaves at each height and site-level mean values of maximum and mean canopy height (horizontal red and blue lines, respectively); LAD values can be summed to give the leaf area index (LAI, not shown, site-level mean value of $5.87 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$); (c) representation of the site-level mean leaf area height volume (LAHV, 85.90 m^3), a measure of vegetation volume (calculated by multiplying the LAD value at each height by the respective height); (d) site-level mean light transmission profile showing the fraction of light

incident to the top of the canopy and the height at which there is 50% incident light (19.65 m). *Bottom row:* presents data to illustrate metrics of vegetation height variability and vertical forest structure using the lowest (blue) and highest (red) plot-scale values. (e) Low elevation-relief ratio (ERR) values (<0.5) indicate that the outer canopy surface is predominantly located in the lower region of the height range, while higher ERR values (>0.5) indicate that most of the surface is in the upper regions of the height range. (f) Low positive skewness values (blue) indicate that the leaf area is fairly evenly distributed along the vertical profile (and a negative skewness value—not shown—that the leaf area profile is skewed towards the upper canopy), while higher skewness values (red) result from bottom-heavy leaf area profiles with greater quantities of leaves lower down in the canopy. (g) Low or negative kurtosis values indicate LAD profiles that have thinner tails and flatter peaks (i.e. the LAD profile is less variable and leaf area is more spread out along the profile), while LAD profiles with fatter tails or that are more ‘peaked’ (i.e. more variable LAD profiles but with leaf area distributed on average over a smaller height range) have higher or positive kurtosis values. (h) Canopy Shannon Index values are high for forest plots with longer or more evenly distributed LAD profiles (red profile). In (e-h), lines are smoothed loess fits with a span of 0.2 to facilitate visual trends.

2.3.2. Hydro-edaphic gradient

The composition and diversity of biological groups may vary with structural metrics and abiotic environmental variables. To distinguish the effects of forest structure from the abiotic environment, we included hydro-edaphic variables in the analyses. We pre-selected 17 environmental variables representing soil water, texture, and fertility, and tested their correlations. When two variables were highly correlated ($r > 0.80$), we selected one based on literature and our Amazonian ecological knowledge. We chose the following hydro-edaphic predictors: (a) height above the nearest drainage (HAND) as a proxy for water table depth (Rennó et al. 2008); and (b) the sum of exchangeable base cations (Ca, Mg, and K) in the soil, measured in cmolc/kg (Mertens 2004). The correlation between HAND and the sum of bases, and their correlation with each structural metric, did not exceed 67% (Table S1, Online Resource). Further methodological details for local HAND are in Schiatti et al. (2014), and soil data are in Mertens (2004) and the PPBio Repository (<https://ppbio.inpa.gov.br/repositorio/dados>).

2.4. Response variables

For each biological group, we used species diversity and species composition as response variables. We quantified species diversity using Fisher's alpha index (Fisher et al. 1943), which has low sensibility to sample size (Condit et al. 1998). We calculated Fisher's alpha index (α) according to the following equation:

$$S = \alpha \ln\left(1 + \frac{N}{\alpha}\right) \quad \text{equation 1}$$

Where S is the number of species, Ln is the Neperian logarithm, and N is the number of individuals. Species assemblage composition was represented by the first two axes of a Principal Coordinates Analysis (PCoA) ordination to assess changes in species identity and abundance between plots. Dissimilarity matrices for ordination were calculated with the Bray-Curtis dissimilarity index over species relative abundances or the Sørensen dissimilarity index over presence-absence data. We analyzed compositional changes using abundance and presence-absence data to understand if the relationships would be restricted to the most common species (since ordinations based on abundance data are biased to common species and ordinations based on presence-absence data give the same weight to common and rare species). We used the functions “fisher.alpha” for Fisher's alpha index calculation and “cmdscale” for PCoA ordination from the vegan package (Oksanen et al. 2014).

2.5. Data analysis

Before statistical analyses, we explored the data and checked their quality to avoid outliers. We used only plots with three or more species and an abundance distribution close to a log-series distribution by visual inspection.

We carried out a variation partitioning analysis to disentangle the ability of structural metrics from hydro-edaphic variables in predicting species diversity and composition changes (response variables). We first fitted the following linear models (LMs) separately for each response variable and biological group:

Hydro-edaphic model

$$\text{Response variable} = a + b_1 * \text{HAND} + b_2 * \text{sum of bases} \quad \text{equation 2}$$

Structural model

$$\text{Response variable} = a + b_1 * \text{structural metric} \quad \text{equation 3}$$

Full model

Response variable = $a + b_1 * \text{HAND} + b_2 * \text{sum of bases} + b_3 * \text{structural metric}$
equation 4

where *structural metric* refers to either a single or multivariate metric, and *response variable* refers to Fisher's alpha index, PCoA axis 1, or PCoA axis 2.

We used the R-squared and significance testing of the LMs to assess the contribution of structural metrics in explaining each of the response variables, and whether that contribution was unique or shared with hydro-edaphic variables. We applied p-value correction for multiple comparisons using the Holm-Bonferroni test (Holm 1979) with a significance level of 5%. After the p-value correction, the below mathematical operations completed the variation partitioning analysis:

Shared contribution

$R^2 \text{ hydro-edaphic model} + R^2 \text{ structural model} - R^2 \text{ full model}$

Hydro-edaphic unique contribution

$R^2 \text{ hydro-edaphic model} - \text{shared contribution}$

Structural unique contribution

$R^2 \text{ structural model} - \text{shared contribution}$

Unexplained variation

$1 - R^2 \text{ full model}$

We used the R-squared of statistically significant models ($p\text{-value} < 0.05$). When either the hydro-edaphic or structural model was not significant, it was left out of the full model. In all full models, we evaluated collinearity among the predictors using variance inflation factors (VIFs). We did not eliminate any predictor because VIF values were smaller than 5 in all models and multicollinearity is only considered severe at VIFs higher than 10 (Graham 2003).

All data processing, statistical analyses, and visualizations were conducted in the R statistical environment (R Core Team, 2021) 4.1.1 version. We used the package *PerformanceAnalytics* for correlation analysis (Peterson and Carl 2020), *car* for multicollinearity

analysis (Fox and Weisberg 2019), and *stats* for performing Principal Component Analysis (R Core Team 2021). All regression linear models were run using the package *lme4* (Bates et al. 2015).

2.6. Time lag analysis

We analyzed whether the time lag between the census of each biological group and the lidar survey influenced our results. First, time lag was calculated as the module of the difference between the LiDAR survey year from the biological group census year. For biological groups with two years of sampling, we considered the last year and when more than two years of sampling, we considered the average year (Table 3). Second, the p-values of each structural model were plotted versus the time lag to verify whether the values closest to the 5% significance threshold were related to a shorter time lag. This analysis was performed for each biological group, structural metric, and response variable.

Table 3. The time lag between the census of each biological group and the lidar survey (2009). For biological groups with two years of sampling, the last year was considered, and for those with more than two years of sampling, the average year was considered.

Biological group	Census year/period	Time lag
Ferns+lycophytes	2001 to 2002	7
Angiosperm herbs	2001 to 2002	7
Palms	2003	6
Trees above 1 cm DBH	2007 to 2009	1
Trees above 10 cm DBH	2007 to 2009	1
Frugivorous bats	2013 to 2014	5
Birds	2009	0

Lizards	2004	5
Anurans	2002 to 2004	6

3. Results

The total numbers of species encountered in the plots varied greatly among the biological groups: ferns+lycophytes were represented by 18 species, angiosperm herbs by 41, palms by 28, trees above 1 cm DBH (0.1 ha) by 919, trees above 10 cm DBH (0.5 ha) by 707, frugivorous bats by 12, birds by 70, lizards by 20, and terrestrial anurans by 8 species.

Predictors related to hydro-edaphic conditions, canopy openness, and vertical canopy structure had the highest variability among the 23 plots (coefficient of variation, CV > 30%), such as HAND, sum of bases, gap fraction, kurtosis, and skewness (Table 4). Most of the 23 studied plots have a bottom-heavy leaf area profile, i.e., greater quantities of leaves below 20m of height (Figure S1, Online Resource).

Table 4. Descriptive statistics of forest structure and hydro-edaphic predictors used in the linear models among the 23 plots: mean values with standard deviation (SD) between parenthesis, minimum and maximum values, and coefficient of variation (CV, in percentage).

Predictor category	Predictor	Mean (SD)	Min	Max	CV
Vegetation height and variability	Maximum canopy height	35.90 (4.02)	29.67	43.41	11.2
	Mean canopy height	22.93 (2.16)	20	28.22	9.42
	ERR	0.55 (0.06)	0.42	0.64	10.91
Vegetation quantity	LAI	5.87 (0.33)	4.89	6.37	5.62
	LAHV	85.90 (7.08)	74.7	100.47	8.24
Vegetation openness	Gap fraction	0.05 (0.03)	0.01	0.1	60

Vertical structure	Height of 50% incident light	19.65 (1.70)	16	23	8.65
	Skewness	0.42 (0.13)	0.14	0.59	30.95
	Kurtosis	-0.67 (0.29)	-1.13	0.14	43.28
	Canopy Shannon index	3.27 (0.10)	3.1	3.45	3.06
Hydro-edaphic variables	HAND	23.65 (17.02)	1.44	52.5	71.97
	Sum of bases	0.22 (0.14)	0.02	0.43	63.64

The first two PCA axes captured approximately 68% of the structural variation in the 23 studied plots (Figure 2). Along the first axis (40%), plots with positive values had taller vegetation (> mean and maximum canopy heights), greater vegetation volume (> LAHV), lower vegetation heterogeneity among strata (> canopy Shannon index), and a darker understory (> height of 50% incident light). Along the second axis (29%), plots with positive values had canopy outer surfaces predominantly in the upper portions of the canopy (> ERR), and lower vegetation heterogeneity among strata due to their less dense lower vegetation (< skewness and kurtosis). The contribution of each structural metric to the PCA axes can be seen in Table S2, Online Resource.

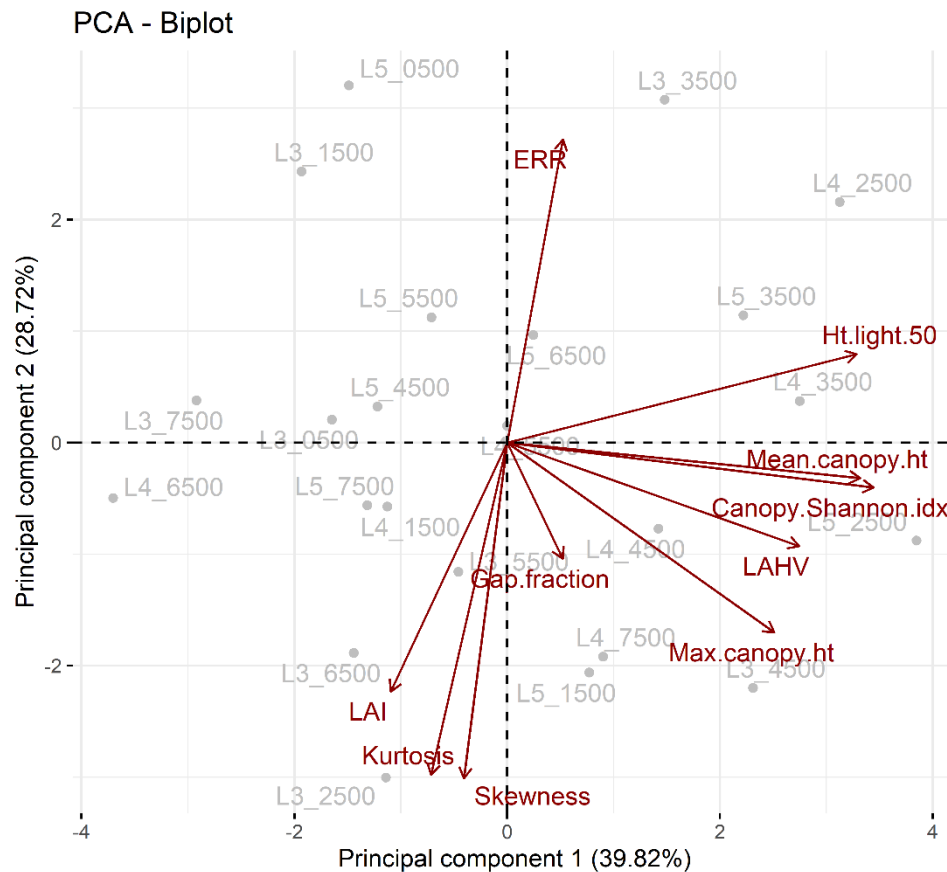


Figure 2. Principal Component Analysis (first two axes) of the 10 single forest structure metrics for the 23 plots at Ducke Reserve. For abbreviations and units of the structural metrics, see Table 2.

According to the time lag analysis, there was no pattern between time lag and the probability of the structural model being significant for species diversity or composition. The relationships found for diversity and composition were not influenced by the sampling schedule of the biological groups and lidar survey (Figures S2-S6, Online Resource).

3.1. Species diversity

Single structural metrics explained 30 to 42% of species diversity of palms and trees (Figure 3). Plots with higher LAHV and mean canopy height had a higher tree diversity, while greater lower vegetation (a ‘bottom-heavy’ leaf area profile with higher skewness) was related to a higher diversity of palms (Figure 4a). Hydro-edaphic variables did not explain the species alpha diversity of the groups.

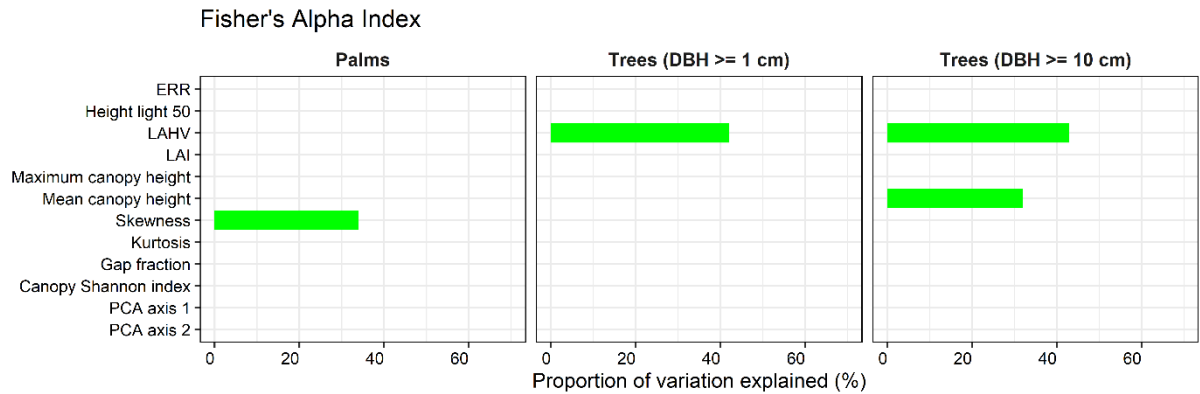


Figure 3. Variation partitioning for Fisher's alpha index of each biological group. The relative contribution of forest structure (green) is represented by single or multivariate metrics (the latter consisting of PCA axes based on the former). Biological groups not presented in the figure did not show significant relationships between species diversity and forest structure or hydro-edaphic environment.

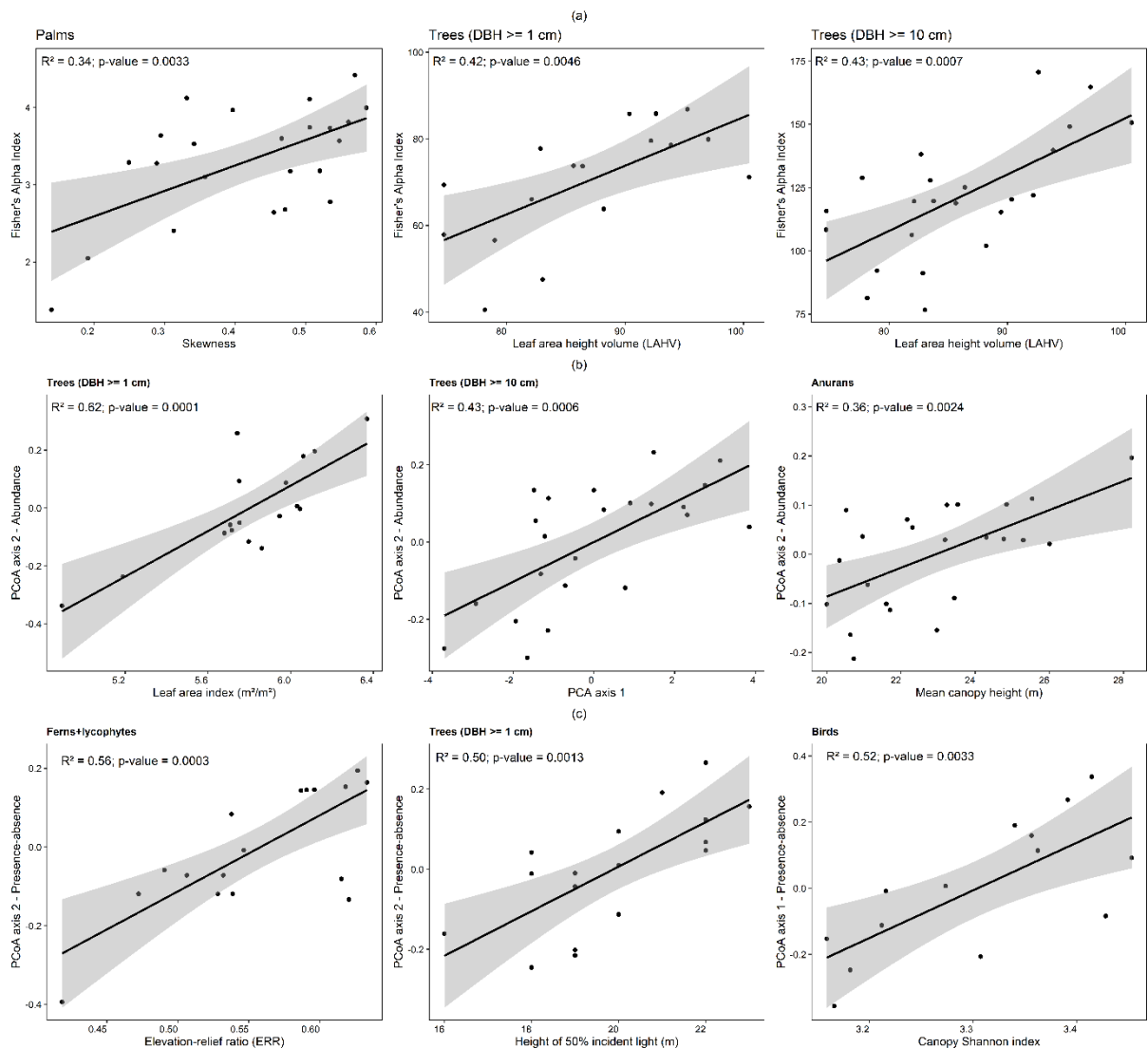


Figure 4. Simple linear regressions between forest structure metrics (single or multivariate, the latter consisting of PCA axes based on the former) and Fisher's Alpha index (a), species composition based on abundance data (b), and presence-absence data (c). These relationships were selected based on the highest proportion of variation after variation partitioning analyses.

3.2. Species composition

Hydro-edaphic variables were good predictors of species composition, explaining 41 to 72% of the compositional variation in the first PCoA axis of palms, trees (both DBH thresholds), and anurans (Figures 5 and 4b). Structural metrics explained variation along the second PCoA axis for angiosperm herbs, trees (both DBH thresholds), and anurans, with over 30% of variation explained for trees above 1 cm DBH and anurans (Figures 5 and 4b). Trees above 10 cm DBH had the most structural metrics related to their composition on the second PCoA axis, with high proportions of variation explained jointly with hydro-edaphic variables (22 to 32%). Anurans were the only animal group whose compositional variation was related to forest structure and hydro-edaphic variables (Figure 5). PCA axis 1 (multivariate structural metric) had the highest explanatory power for variation in species composition of trees above 10 cm DBH (Figure 5). Leaf area index and height of 50% incident light were key metrics for trees above 1 cm DBH, explaining 62% and 45% of compositional changes, respectively. Mean canopy height was the only metric explaining the second axis for anurans (36%).

Patterns found using presence-absence data were similar to those found with abundance data (Figures 6 and S8, Online Resource). The main difference was that structural metrics related to compositional variation of ferns+lycophytes and birds only when using presence-absence data (Figures 6 and 4c). The proportion of variance (%) in species composition explained by the PCoA axes for each biological group (abundance data and presence-absence data) can be seen in Table S3, Online Resource.

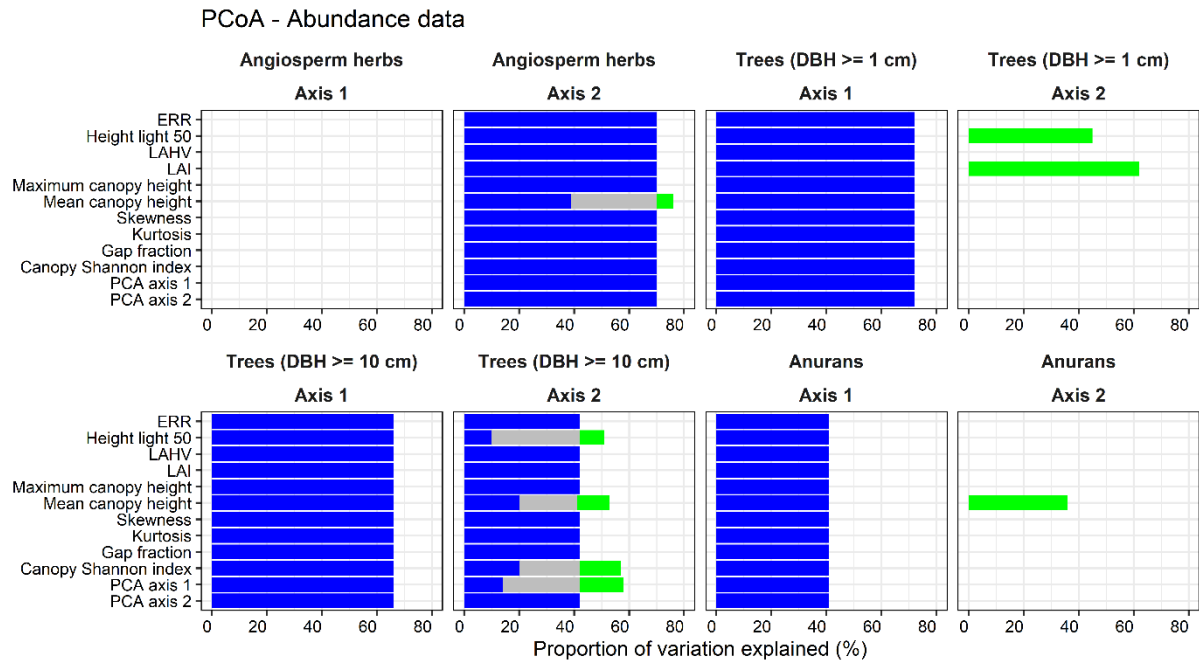


Figure 5: Variation partitioning of changes in species composition using abundance data. In each graph, the forest structure metric represents the variation partitioning of a full model including the respective structural metric and hydro-edaphic variables. Green bars represent forest structure (single or multivariate metric), blue bars represent hydro-edaphic environment (terrain vertical distance to the nearest water drainage and sum of bases), and grey bars represent the shared contribution between the structural metric and hydro-edaphic variables. Groups not presented in the figure did not show relationships with forest structure or hydro-edaphic environment.

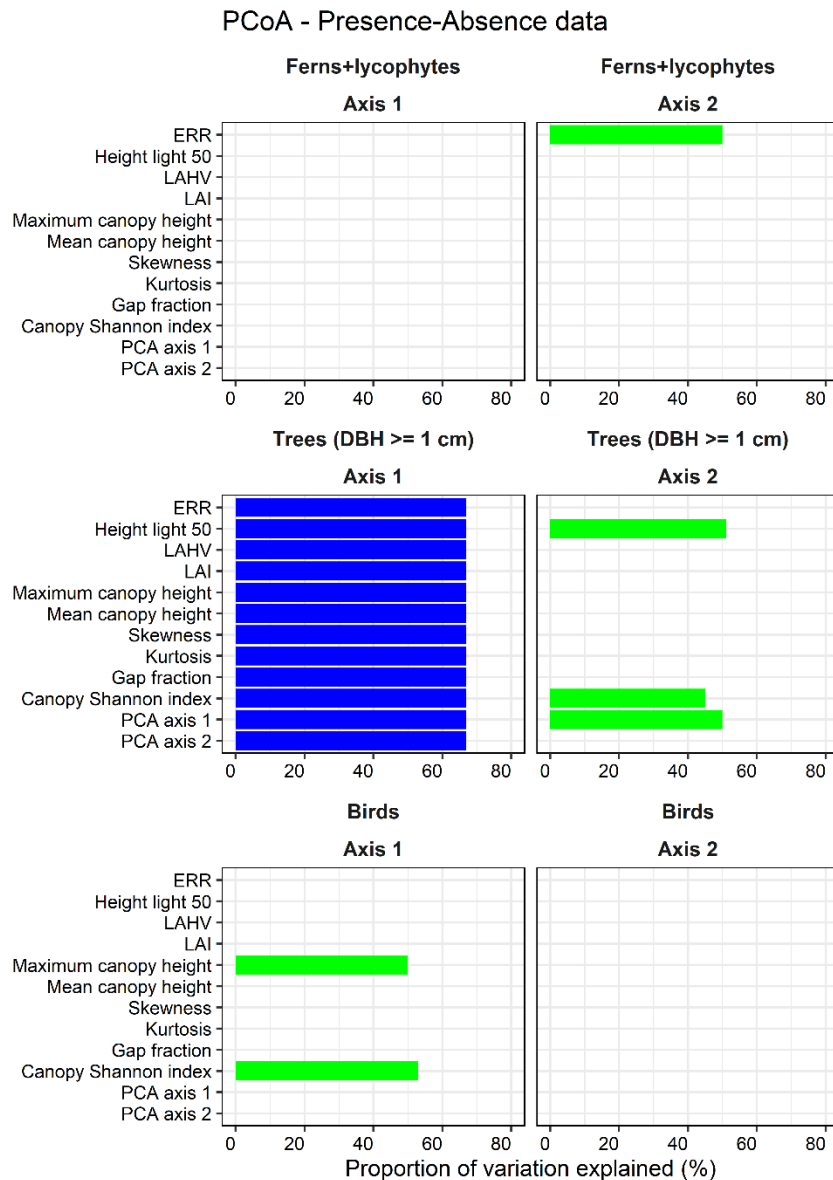


Figure 6. Variation partitioning of changes in species composition using presence-absence data. In each graph, forest structure metric represents the variation partitioning of a full model including the respective structural metric and hydro-edaphic variables. Green bars represent forest structure (single or multivariate metric), blue bars represent hydro-edaphic environment (terrain vertical distance to the nearest water drainage and sum of bases), and grey bars represent the shared contribution between the structural metric and hydro-edaphic variables. Groups not presented in the figure did not show relationships with forest structure or hydro-edaphic environment. Results for palms and trees with DBH ≥ 10 cm are available in Figure S8, Online Resource.

4. Discussion

We assessed how structural metrics predict species diversity and community composition of plants and animals in an Amazonian forest, disentangling from hydro-edaphic variables. As hypothesized, forest structure was directly related to species diversity and composition of plants, anurans, and birds. We found that: (i) variation in species diversity was linked to single structural metrics for trees and palms, not to hydro-edaphic variables for any of the studied groups; (ii) the main compositional gradient was best explained by hydro-edaphic variables for plant groups, and by structural metrics for birds; (iii) the secondary compositional gradient was related to structural metrics for trees, anurans, and ferns+lycophytes. Structural metrics related to species diversity and composition represent vegetation height and variability, vegetation quantity, and vertical structure, but not canopy openness.

4.1. Forest structure relates to the local species diversity of palms and trees

Our results support the expectation that a forest structure with more potential ecological niches harbors higher species diversity. Plots with taller vegetation (larger mean canopy height) and greater vegetation volume (larger LAHV) showed higher diversity of trees above 10 cm DBH. For trees with DBH ≥ 1 cm, only LAHV was important. These results reflect the relationship of forest structure with larger trees, impacting the upper canopy structure per se, and smaller understory trees, impacting the lower canopy structure and being impacted by medium and large trees. A wider range of light conditions and efficient light partitioning along the vertical profile probably explain the higher tree diversity in these plots, with light-demanding species reaching higher strata and more shade-tolerant species occupying lower strata (Poorter and Arets 2003; Poorter et al. 2005). Different tree strategies allow co-occurrence along a vertical light gradient, including the range of light conditions in the understory (Denslow 1980; Chazdon and Fetcher 1984; Poorter and Arets 2003; Poorter et al. 2005). The relationship between forest canopy height and vascular plant diversity has already been reported in Europe and North America (Zellweger et al. 2016; Marks et al. 2016), and our results mirror these findings on the local scale of tropical forests.

Palm assemblages were more diverse in plots with a bottom-heavy leaf area profile, meaning more leaves lower in the canopy (larger skewness). We considered that palms would be impacted by forest structure due to their intermediate height and size related to trees. Higher skewness plots had more canopy surface in the lower height range ($<$ elevation relief ratio), higher maximum canopy height, and higher gap fraction, likely allowing more light to reach the intermediate and understory strata. This variation in light favors different palm species occupying different light niches based on their strategies and requirements (Svenning 2001). Skewness was the only metric

explaining palm species diversity, accounting for 34%, emphasizing the importance of vertical structure and light niche distribution for this group at the local scale.

4.2. Forest structure relates to changes in species composition of ferns+lycophytes, trees, birds, and anurans

Our results support our hypothesis that variability in forest structure between plots determines species composition differences due to associated variations in conditions and resources. Leaf area index had the highest explanatory power (62%) for tree species composition changes when small individuals were included, followed by the height of 50% incident light (45%). According to the PCA axes, denser vegetation plots per unit area ($> \text{LAI}$) also had higher skewness, indicating that vegetation density in the lower strata was the main factor affecting LAI values. Additionally, plots with a greater height of 50% incident light probably have darker understories. These changes in light conditions in the understory associated with LAI and height of 50% incident gradients are key to explaining composition changes. Previous studies on LAI and tree composition focused on secondary forests (Kalácska et al. 2004; Zhu et al. 2016; Clark et al. 2021), and we found a similar relationship in an old-growth tropical forest. Moreover, PCA axis 1 best explained variation in tree species composition for individuals with $\text{DBH} \geq 10 \text{ cm}$. Plots varied from having taller vegetation, greater volumes, lower vegetation heterogeneity among strata, and darker understories, to plots with likely greater light availability due to structural differences. This light spectrum may explain tree species composition changes along structural gradients at the local scale. Our findings highlight the importance of light microenvironments linked to forest structure for tree species diversity and composition (Parker 2020; Coverdale and Davies 2023), especially when including small trees ($\text{DBH } 1\text{-}10 \text{ cm}$).

We expected that species composition changes of flying animals would relate to metrics representing vegetation vertical distribution such as the canopy Shannon index. Indeed, this metric explained 53% of the main compositional axis of understory birds. A higher canopy Shannon index means the vegetation has a greater vertical extent and/or is more evenly distributed vertically (Stark et al. 2012). Therefore, plots with differences in canopy Shannon index differ in vegetation distribution among strata, creating variability of potential niches for birds (e.g., foraging niche, resting niche). Many studies have explored forest structure's relationship with bird communities in different forests, focusing more on species richness and diversity than composition (Zellweger et al. 2016; Davison et al. 2023, Coddington et al. 2023). Although no structural metrics explained understory bird diversity, canopy Shannon index and maximum canopy height explained 50% of

the variation in bird species composition, underscoring the importance of subtle habitat changes in structuring tropical understory bird assemblages. For frugivorous bats in terra-firme forests, factors like distance from streams, terrain elevation, and fruit-bearing plant distribution are better predictors for composition changes (Capaverde et al. 2018).

We expected species composition of herbs and terrestrial animals to be related to metrics better representing light and humidity microenvironments in the lower canopy strata. We found that mean canopy height and elevation-relief ratio explained composition changes of anurans and ferns+lycophytes, respectively. Mean canopy height impacts vertical light extinction (Parker et al. 2001), while ERR shows canopy surface distribution related to the height range (Pike and Wilson 1971), affecting light penetration in the lower strata. Anurans and ferns+lycophytes are small organisms living in the understory and their species composition may vary with light conditions in this stratum (Chazdon 1988; Le Gouallec et al. 1990; Duellman and Trueb 1994; Halverson et al. 2003; Rundel et al. 2020), hence the relevance of mean canopy height and ERR we found to these two groups.

Using either abundance or presence-absence data to assess species composition along an ecological gradient is complementary rather than exclusive (Kirichenko-Babko et al. 2021). The relationships between forest structure and composition changes were similar with both data types, except for birds and ferns+lycophytes, where forest structure was relevant only using presence-absence data. This suggests that for these groups, forest structure affects species occurrence without significant changes in the relative abundance of common species at the local scale.

4.3. Disentangling the effects of hydro-edaphic conditions and forest structure: a challenge in predicting species composition changes

Hydro-edaphic variables highly explained species composition changes for most plant groups, mainly palms and trees, partly overlapping explanation with structural metrics. Water table depth (HAND) and base sum are key drivers of plant communities across scales in the Amazon basin (Emilio et al. 2013; Pansonato et al. 2013; Marca-Zevallos et al. 2022). At Ducke Reserve, the hydro-edaphic environment strongly shapes both taxonomic and functional plant compositions (Toledo et al. 2013; Schietti et al. 2014; Cosme et al. 2017) and their abundance (Bertin 2019), thus affecting forest structure. Therefore, the correlation between hydro-edaphic conditions and structure can explain their shared influence on plant communities. For instance, mean canopy height correlated highest with HAND (53%) and height of 50% incident light with base sum (66%).

Our main objective was not to assess the relationship between the hydro-edaphic environment and plant or animal groups, but rather to consider this relationship when evaluating forest structure as a predictor of species diversity and composition. This approach unveiled relationships predominantly tied to forest structure microenvironments, previously undocumented (Costa et al. 2005, 2009; Pansonato et al. 2013; Schietti et al. 2014).

4.4. Time lag between censuses and lidar survey

Natural disturbances in the Amazon influence forest structure and ecosystem processes, potentially impacting our findings due to varying time lags between biological group censuses and LiDAR surveys (Holm et al. 2014; Espírito-Santo et al. 2014; Yanoviak et al. 2019). Recent research mapped significant large-scale windthrow ($> 25,000 \text{ m}^2$) activity in central Amazonia over 30 years (1990-2019), albeit with low occurrence near our study area in Manaus, where only 1 to 3 events per $10,000 \text{ km}^2$ were recorded over the historical period (Feng et al. 2023). Our sampling timeframe might not fully capture disturbance frequency changes, as no time lag effects were evident in our results. Ducke Reserve is in a less dynamic area of the Amazon Basin, reflecting relative differences in forest structure (Quesada et al. 2012; Hunter et al. 2015; Gorgens et al. 2020). For example, Hunter et al. (2015) showed that Tapajos National Forest located further east of the Amazon Basin had over twice as much area in gap as compared to Ducke Reserve, in addition to higher annual mortality. Despite the absence of studies addressing interannual variability of vegetation structure at Ducke Reserve, research at Tapajos National Forest revealed seasonal and drought-related upper and lower canopy variations in leaf area based on monthly lidar data over 4 years (Smith et al. 2019). These findings highlight the need for studies assessing structural interannual variability in our study area. Although structural changes during time lags could have influenced our results, no such indications were found. Future studies temporally aligning LiDAR surveys with biological group censuses may reveal stronger correlations with structural metrics.

5. Conclusion

We demonstrated that lidar-derived metrics representing forest structure predict local species diversity and composition changes for different biological groups across space. Structural metrics explaining these relationships varied for each focus group, with single metrics often more reliable due to higher explanatory power than combined in multivariate axes. Structural metrics can serve

as proxies for certain biological group compositions, particularly trees and palms. Our results highlight lidar's potential for estimating species diversity and composition changes locally, even in highly diverse forests. This is useful when conservation strategies require detailed biological community information, but sampling faces logistical, timing, and complex challenges. Thus, our findings can enhance efficiency in assessment, monitoring, and ultimately conservation strategies in biodiverse ecosystems.

References

- Allmon WD (1991) A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7(4), 503–522. <https://doi.org/10.1017/s0266467400005885>.
- Almeida DRA, Stark SC, Chazdon R, et al (2019) The effectiveness of lidar remote sensing for monitoring forest cover attributes and landscape restoration. *Forest Ecology and Management* 438:34–43. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.002>
- Andrade TY, Thies W, Rogeri PK, Kalko EKV, Mello MAR (2013) Hierarchical fruit selection by Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 94(5), 1094–1101. <https://doi.org/10.1644/12-mamm-a-244.1>
- Arlettaz R, Jones G, Racey PA (2001) Effect of acoustic clutter on prey detection by bats. *Nature* 414:742–745
- Barclay RM, Brigham R (1994) Constraints on optimal foraging: a field test of prey discrimination by echolocating insectivorous bats. *Animal Behaviour*, 48(5), 1013–1021. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1334>
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bertin V (2019) Dynamics and dominance of trees, lianas, and palms along a hydro-edaphic gradient in Central Amazonia. Master thesis, National Institute of Amazonian Research.
- Blake JG, Hoppes WG (1986) Influence of Resource Abundance on Use of Tree-Fall Gaps by Birds in an Isolated Woodlot. *The Auk*, 103(2), 328–340. <https://doi.org/10.1093/auk/103.2.328>
- Bobrowiec PED, Gribel R (2010) Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. *Animal Conservation*, 13(2), 204–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00322.x>

- Bourgeron PS (1983) Spatial aspects of vegetation structure. In *Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and function*, ed. F.B. Golley, p. 29-47. *Ecosystems of the World* (14th Edition). Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam.
- Bueno AS, Bruno RS, Pimentel TP, et al (2012) The width of riparian habitats for understory birds in an Amazonian forest. *Ecological Applications* 22:722–734. <https://doi.org/10.1890/11-0789.1>
- Burger J, Zappalorti RT (1986) Nest Site Selection by Pine Snakes, *Pituophis melanoleucus*, in the New Jersey Pine Barrens. *Copeia*, (1), 116. <https://doi.org/10.2307/1444896>
- Capaverde DU, Pereira LG do A, Tavares VC, et al (2018) Subtle changes in elevation shift bat-assemblage structure in Central Amazonia. *Biotropica* 0:1–10. <https://doi.org/10.1111/btp.12546>
- Castilho C V., Magnusson WE, de Araújo RNO, et al (2006) Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234:85–96. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024>
- Castilho CV, Magnusson WE, De Araújo RNO, Luizão FJ (2010) Short-Term temporal changes in tree live biomass in a central Amazonian forest, Brazil. *Biotropica*, 42(1), 95–103. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00543.x>
- Chauvel A, Lucas Y, Boulet R (1987) On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus. *Experientia* 43:234–241
- Chazdon RL, Fetcher N (1984) Photosynthetic Light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553–564
- Chazdon RL (1988) Sunflecks and Their Importance to Forest Understorey Plants. *Advances in Ecological Research*, 1–63. [https://doi.org/10.1016/s0065-2504\(08\)60179-8](https://doi.org/10.1016/s0065-2504(08)60179-8)
- Cintra R, Maruoka AE, Naka LN (2006) Abundance of two *Dendrocincla* woodcreepers (Aves: *Dendrocolaptidae*) in relation to forest structure in Central Amazonia. *Acta Amazonica* 36:209–219
- Cintra R, Ximenes A de C, Gondim FR, Kropf MS (2005) Forest spatial heterogeneity and palm richness, abundance and community composition in Terra Firme forest, Central Amazon. *Revista Brasileira de Botânica* 28:75–84. <https://doi.org/10.1590/s0100-84042005000100007>
- Clark DB, Oberbauer SF, Clark DA, et al (2021) Physical structure and biological composition of canopies in tropical secondary and oldgrowth forests. *PLoS ONE* 16:1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256571>

- Condit R, Foster RB, Hubbell SP, Sukumar R, et al (1998) Assessing forest diversity on small plots: calibration using species-individual curves from 50-hectare plots. Pp. 247-268 in Dallmeier, F. & Comiskey, J. A. (eds). Forest biodiversity research, monitoring and modelling. Conceptual background and Old World case studies. MAB Series Vol. 20. UNESCO, Paris.
- Coddington CPJ, Cooper WJ, Mokross K, Luther DA (2023) Forest structure predicts species richness and functional diversity in Amazonian mixed-species bird flocks. *Biotropica*, 55, 467–479. <https://doi.org/10.1111/btp.13201>
- Cosme LHM, Schietti J, Costa FRC, Oliveira RS (2017) The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist* 215:113–125. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>
- Costa FR, Guillaumet J-L, Lima AP, Pereira OS (2009) Gradients within gradients: the mesoscale distribution patterns of palms in a central amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18478>
- Costa FRC, Magnusson WE (2010) The need for large-scale, integrated studies of biodiversity - the experience of the program for biodiversity research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservacao* 8:3–12. <https://doi.org/10.4322/natcon.00801001>
- Costa FRC, Magnusson WE, Luizao RC (2005) Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* 93:863–878. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01020.x>
- Coverdale, T. C., Davies, A. B. (2023) Unravelling the relationship between plant diversity and vegetation structural complexity: A review and theoretical framework. *Journal of Ecology*, 111(7), 1378–1395. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14068>
- Davison, C. W., Assmann, J. J., Normand, S., Rahbek, C., Morueta-Holme, N. (2023) Vegetation structure from LiDAR explains the local richness of birds across Denmark. *Journal of Animal Ecology*, 92(7), 1332–1344. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13945>
- Davies AB, Asner GP (2014) Advances in animal ecology from 3D-LiDAR ecosystem mapping. *Trends in Ecology and Evolution* 29:681–691. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.005>
- Davis, LS, Johnson, KN (2000) Forest management. 4th ed. New York: McGraw-Hill. 816p.
- Denslow JS (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431–451
- Denslow JS (1980) Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees. *Biotropica* 12:47–55

- Denzinger A, Schnitzler HU (2013) Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology*, 4. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00164>
- Draper FC, Costa FRC, Arellano G, Phillips OL, Duque Á, et al (2021). Amazon tree dominance across forest strata. *Nature Ecology and Evolution*, 5(6), 757–767. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01418-y>
- Duellman WE, Trueb L (1994) *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Emilio T, Quesada CA, Costa FRC, et al (2013) Soil physical conditions limit palm and tree basal area in Amazonian forests. *Plant Ecology & Diversity*. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2013.772257>
- Espírito-Santo F, Gloor M, Keller M et al. (2014) Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nat Commun* 5, 3434. <https://doi.org/10.1038/ncomms4434>
- Esteban E JL, Castilho CV, Melgaço KL, Costa FRC (2021) The other side of droughts: wet extremes and topography as buffers of negative drought effects in an Amazonian forest. *New Phytologist* 229:1995–2006. <https://doi.org/10.1111/nph.17005>
- Ferreira AS, Jehle R, Stow AJ, Lima AP (2018) Soil and forest structure predicts large-scale patterns of occurrence and local abundance of a widespread Amazonian frog. *PeerJ* 2018:1–26. <https://doi.org/10.7717/peerj.5424>
- Fisher RA, Corbert AS, Williams CB (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology* 12:42–58
- Fahey RT, Atkins JW, Gough CM et al (2019) Defining a spectrum of integrative trait-based vegetation canopy structural types. *Ecology Letters*, 22(12), 2049–2059. <https://doi.org/10.1111/ele.13388>
- Feng Y, Negrón-Juárez RI, Romps DM et al. (2023) Amazon windthrow disturbances are likely to increase with storm frequency under global warming. *Nat Commun* 14, 101. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35570-1>
- Folt B, Reider KE (2013) Leaf-litter herpetofaunal richness, abundance, and community assembly in mono-dominant plantations and primary forest of northeastern Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 22:2057–2070. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0526-0>

- ForestPlots.net et al (2021) Taking the pulse of Earth's tropical forests using networks of highly distributed plots. *Biological Conservation* 260 (2021) 108849. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108849>
- Fox J, Weisberg S (2019) *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Fraga R De, Ferrão M, Stow AJ, et al (2018) Different environmental gradients affect different measures of snake β -diversity in the Amazon rainforests. *PeerJ* 1–22. <https://doi.org/10.7717/peerj.5628>
- Godinho MBDC, Da Silva FR (2018) The influence of riverine barriers, climate, and topography on the biogeographic regionalization of Amazonian anurans. *Scientific Reports* 8:1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21879-9>
- Görgens EB, Nune MH, Jackson T, et al. (2020) Resource availability and disturbance shape maximum tree height across the amazon. *Global Change Biology*, 27(1), 177-189. <https://doi.org/10.1111/gcb.15423>
- Graham MH (2003) Confronting Multicollinearity in Ecological Multiple Regression. *Ecology*, 84(11), 2809–2815. <http://www.jstor.org/stable/3449952>
- Halverson MA, Skelly DK, Kiesecker JM, Freidenburg LK (2003) Forest mediated light regime linked to amphibian distribution and performance. *Oecologia*, 134(3), 360–364. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1136-9>
- Hodnett MG, Vendrame IF, De Oliveira Marques Filho A, Oyama MD, Tomasella J (1997) Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia: I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. *Hydrology and Earth System Sciences*, 1(2), 265–277. <https://doi.org/10.5194/hess-1-265-1997>
- Holm S (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65–70. <https://doi.org/10.2307/4615733>
- Holm JA, Chambers JQ, Collins WD, Higuchi N (2014) Forest response to increased disturbance in the central Amazon and comparison to western Amazonian forests, *Biogeosciences*, 11, 5773–5794, <https://doi.org/10.5194/bg-11-5773-2014>
- Homeier J, Breckle S-W, Gunter S, et al (2010) Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *Biotropica* 42:140–148
- Hunter MO, Keller M, Morton D, Cook B, Lefsky M, Ducey M, et al. (2015) Structural Dynamics of Tropical Moist Forest Gaps. *PLoS ONE* 10(7): e0132144. [doi:10.1371/journal.pone.0132144](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132144)

- Hutchinson GE (1957). Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22(0), 415–427. <https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>
- Jensen M, Miller L, Rydell J (2001) Detection of prey in a cluttered environment by the northern bat *Eptesicus nilssonii*. Journal of Experimental Biology, 204(2), 199–208. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.2.199>
- Kalácska M, Sánchez-Azofeifa GA, Rivard B, et al (2004) Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. Remote Sensing of Environment 91:134–152. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.02.011>
- Kalko EKV, Schnitzler HU (1998). How echolocating bats approach and acquire food. In: Kunz TH, Racey PA, editors. Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology. Washington DC: Smithsonian Institution Press. pp. 197–204.
- Kern CC, Montgomery RA, Reich PB, Strong TF (2013) Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest. Journal of Plant Ecology 6:101–112. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts016>
- Kirichenko-Babko M, Danko Y, Danylkiv JM, Majerek D (2021) Comparison of the use of species abundance and presence-absence data for diversity assessment. Journal of Physics, 1736, 012044. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1736/1/012044>
- Landeiro VL, Waldez F, Menin M (2014) Spatial and environmental patterns of Amazonian anurans: Differences between assemblages with aquatic and terrestrial reproduction, and implications for conservation management. Natureza & Conservacao 12:42–46. <https://doi.org/10.4322/natcon.2014.008>
- Le Gouallec JL, Cornic G, Blanc P (1990) Relations between sunfleck sequences and photoinhibition of photosynthesis in a tropical rain forest understory herb. American Journal of Botany, 77(8), 999–1006. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb13595.x>
- Lefsky MA, Cohen WB, Parker GG, Harding DJ (2002) Lidar Remote Sensing for Ecosystem Studies. BioScience 52:19–30
- Levey DJ (1988) Tropical Wet Forest Treefall Gaps and Distributions of Understory Birds and Plants. Ecology, 69(4), 1076–1089. <https://doi.org/10.2307/1941263>
- Lieberman SS (1986) Ecology of the leaf-litter herpetofauna of a Neotropical rainforest: La Selva, Costa Rica. Acta Zool Mex 15:1–72
- Lopez-Gonzalez G, Lewis SL, Burkitt M, Baker TR, Phillips OL (2009) ForestPlots.net Database. www.forestplots.net. Date of extraction [15, april, 2021].
- MacArthur RH (1958) Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. Ecology 39:599–619

- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42:594–598
- MacArthur RH, Horn HS (1969) Foliage Profile by Vertical Measurements. *Ecology*, 50(5), 802–804. <https://doi.org/10.2307/1933693>
- Magnusson WE, Lima AP, Luizão R, et al (2005) RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5:1–6. <https://doi.org/https://doi.org/10.1590/s1676-06032005000300002>
- Malmborg PK, Willson MF (1988) Foraging Ecology of Avian Frugivores and Some Consequences for Seed Dispersal in an Illinois Woodlot. *The Condor*, 90(1), 173–186. <https://doi.org/10.2307/1368446>
- Marca-Zevallos MJ, Moulatlet GM, Sousa TR, et al (2022) Local hydrological conditions influence tree diversity and composition across the Amazon basin. *Ecography* 2022:1–17. <https://doi.org/10.1111/ecog.06125>
- Marciente R, Bobrowiec PED, Magnusson WE (2015) Ground-Vegetation Clutter Affects Phyllostomid Bat Assemblage Structure in Lowland Amazonian Forest. *PLoS ONE* 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129560>
- Marks CO, Muller-Landau HC, Tilman D (2016) Tree diversity , tree height and environmental harshness in eastern and western North America. *Ecology Letters* 19:743–751. <https://doi.org/10.1111/ele.12608>
- Mclean KA, Trainor AM, Asner GP, et al (2016) Movement patterns of three arboreal primates in a Neotropical moist forest explained by LiDAR-estimated canopy structure. *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0367-9>
- Medellín RA, Equihua M, Amin MA (2000) Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666–1675. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x>
- Menger J, Magnusson WE, Anderson MJ, et al (2017) Environmental characteristics drive variation in Amazonian understory bird assemblages. *PLoS ONE* 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171540>
- Menin M, Lima AP, Magnusson WE, Waldez F (2007) Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: Mesoscale spatial patterns. *Journal of Tropical Ecology* 23:539–547. <https://doi.org/10.1017/S0266467407004269>
- Mertens J (2004) The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the ‘Reserva Ducke’, Manaus, Brazil, with emphasis on their spatial distribution. Bachelor thesis. Humboldt University, Berlin.

- Meyer CFJ, Kalko EKV (2008) Bat assemblages on Neotropical land-bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. *Diversity and Distributions*, 14(4), 644–654. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00462.x>
- Naka LN, Laranjeiras TO, Rodrigues Lima G, et al (2020) Climate as a major driver of avian diversity in riparian Amazonian habitats along an environmental gradient. *Journal of Biogeography* 47:2328–2340. <https://doi.org/10.1111/jbi.13957>
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al. (2020). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pansonato MP, Costa FRC, de Castilho C V., et al (2013) Spatial scale or amplitude of predictors as determinants of the relative importance of environmental factors to plant community structure. *Biotropica* 45:299–307. <https://doi.org/10.1111/btp.12008>
- Parker G, Lefsky M, Harding D (2001). Light transmittance in forest canopies determined using airborne laser altimetry and in-canopy quantum measurements. *Remote Sens. Environ.*, 76, 298–309.
- Parker GG (2020) Tamm review: Leaf Area Index (LAI) is both a determinant and a consequence of important processes in vegetation canopies. *Forest Ecology and Management* 477:. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118496>
- Parker GG, Harding DJ, Berger ML (2004) A portable LIDAR system for rapid determination of forest canopy structure. *Journal of Applied Ecology* 755–767
- Parker GG, Lefsky MA, Harding DJ (2001) Light transmittance in forest canopies determined using airborne laser altimetry and in-canopy quantum measurements. *Remote Sensing of Environment* 76:298–309. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(00\)00211-X](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(00)00211-X)
- Parker GG, Russ ME (2004) The canopy surface and stand development: Assessing forest canopy structure and complexity with near-surface altimetry. *Forest Ecology and Management* 189:307–315. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.09.001>
- Penone C, Allan E, Soliveres S, Felipe-Lucia MR et al (2018) Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features. *Ecology Letters*, 22(1), 170–180. <https://doi.org/10.1111/ele.13182>
- Peterson BG, Carl P (2020) *PerformanceAnalytics: Econometric Tools for Performance and Risk Analysis*. R package version 2.0.4. <https://CRAN.R-project.org/package=PerformanceAnalytics>
- Pike RJ, Wilson SE (1971) Elevation-Relief ratio, hypsometric integral, and Geomorphic Area-Altitude analysis. *Geological Society of America Bulletin*, 82(4), 1079. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1971\)82](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1971)82)

- Pinto MG de M (2006) Beta diversity, sampling methods and influence of environmental factors on a lizard community in Central Amazonia. Dissertation, National Institute of Amazonian Research
- Poorter L, Arets EJMM (2003) Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: An evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166:295–306. <https://doi.org/10.1023/A:1023295806147>
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H (2005) Beyond the regeneration phase: Differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93:256–267. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00956.x>
- Pringle RM, Webb JK, Shine R (2003) Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology* 84:2668–2679
- Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, et al (2012) Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9:2203–2246. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rainho A, Augusto AM, Palmeirim JM (2010) Influence of vegetation clutter on the capacity of ground foraging bats to capture prey. *Journal of Applied Ecology* 47:850–858. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01820.x>
- Recher HF (1969) Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *The American Naturalist*, 103(929), 75–80. <https://doi.org/10.1086/282583>
- Rennó CD, Nobre AD, Cuartas LA, et al (2008) HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment* 112:3469–3481. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.03.018>
- Ribeiro JELS, Hopkins MJG, Vicentini A, et al (1999). *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Manaus, AM, Brazil: INPA.
- Richards LA, Coley PD (2006). Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*, 116(1), 31–40. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15043.x>
- Rojas-ahumada DP, Landeiro VL, Menin M (2012) Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. *Ecology* 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02330.x>
- Rundel PW, Cooley AM, Gerst KL, et al (2020) Functional traits of broad-leaved monocot herbs

- in the understory and forest edges of a Costa Rican rainforest. *PeerJ* 8:1–22. <https://doi.org/10.7717/peerj.9958>
- Salisbury FB, Ross CW (1992) *Plant physiology*, 4th ed., Wadsworth, Belmont, Calif.
- Schietti J, Emilio T, Rennó CD, et al (2014) Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology and Diversity* 7:241–253. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.783642>
- Schietti J, Martins D, Emilio T, et al (2016) Forest structure along a 600 km transect of natural disturbances and seasonality gradients in central-southern Amazonia. *Journal of Ecology* 104:1335–1346. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12596>
- Scott NJ (1976). The Abundance and Diversity of the Herpetofaunas of Tropical Forest Litter. *Biotropica*, 8(1), 41. <https://doi.org/10.2307/2387818>
- Shannon C, Weaver W (1959) *The mathematical theory of communication*.
- Silva WR, Pequeno PaCL, Farias HLS, Melo VF et al (2021) Environmental filters and biotic interactions drive species richness and composition in ecotone forests of the northern Brazilian Amazonia. *Boletim Do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 16(2), 229–244. <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v16i2.434>
- Simonson WD, Allen H, Coomes DA (2014) Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(8), 719–729. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12219>
- Smith MN, Stark SC, Taylor TC, et al (2019) Seasonal and drought-related changes in leaf area profiles depend on height and light environment in an Amazon forest. *New Phytologist* 222:1284–1297. <https://doi.org/10.1111/nph.15726>
- Smith M, Stark SC, Taylor T, Schietti J et al (2023) Diverse anthropogenic disturbances shift Amazon forests along a structural spectrum. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 21(1), 24–32. <https://doi.org/10.1002/fee.2590>
- Sousa TR, Schietti J, Ribeiro IO, et al (2022) Water table depth modulates productivity and biomass across Amazonian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 31(8), 1571–1588. <https://doi.org/10.1111/geb.13531>
- Stark SC, Enquist BJ, Saleska SR, et al (2015) Linking canopy leaf area and light environments with tree size distributions to explain Amazon forest demography. *Ecology Letters* 18:636–645. <https://doi.org/10.1111/ele.12440>
- Stark SC, Leitold V, Wu JL, et al (2012) Amazon forest carbon dynamics predicted by profiles of canopy leaf area and light environment. *Ecology Letters* 15:1406–1414. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01864.x>

- Svenning J-C (2001) On the Role of Microenvironmental Heterogeneity in the Ecology and Diversification of Neotropical Rain-Forest Palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67:1–53. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/bf02857848>
- Tanioka Y, Ida H, Hirota M (2022) Relationship between Canopy Structure and Community Structure of the Understory Trees in a Beech Forest in Japan. *Forests* 13 <https://doi.org/10.3390/f13040494>
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann M, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Toledo JJ, Magnusson WE, Castilho C V (2013) Competition, exogenous disturbances and senescence shape tree size distribution in tropical forest: Evidence from tree mode of death in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 24:651–663. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01491.x>
- Tomasella J, Hodnett MG, Cuartas LA et al (2008) The water balance of an Amazonian micro-catchment: the effect of interannual variability of rainfall on hydrological behaviour. *Hydrological Processes*, 22(13), 2133–2147. <https://doi.org/10.1002/hyp.6813>
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Aguilar M, Sarmiento A (2003) Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91:743–756. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00802.x>
- Tuomisto H, Zuquim G, Cárdenas G (2014) Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography* 37:1034–1046. <https://doi.org/10.1111/ecog.00770>
- Unger M, Homeier J, Leuschner C (2013) Relationships among leaf area index, below-canopy light availability and tree diversity along a transect from tropical lowland to montane forests in NE Ecuador. *Tropical Ecology* 54:33–45
- Vinod N, Slot M, McGregor IR et al (2022) Thermal sensitivity across forest vertical profiles: patterns, mechanisms, and ecological implications. *New Phytologist*, 237(1), 22–47. <https://doi.org/10.1111/nph.18539>
- Vitt JL, Colli GR, Caldwell JP et al (2007) Detecting Variation in Microhabitat Use in Low-Diversity Lizard Assemblages across Small-Scale Habitat Gradients. *Journal of Herpetology*, 41(4), 654–663. <https://doi.org/10.1670/06-279.1>
- Walter H (1971) *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh.

- Walter JA, Stovall A, Atkins JW (2021) Vegetation structural complexity and biodiversity in the Great Smoky Mountains. *Ecosphere*, 12(3). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3390>
- Watling JI (2005) Edaphically-biased distributions of amphibians and reptiles in a lowland tropical rainforest. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 40, 15–21.
- Webb EL, Stanfield BJ, Jensen ML (1999) Effects of Topography on Rainforest Tree Community Structure and Diversity in American Samoa, and Implications for Frugivore and Nectarivore Populations. *Journal of Biogeography* 26:887–897. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00326.x>
- Webb JK, Shine R (1997) Out on a limb: conservation implications of tree-hollow use by a threatened of snake species (*Hoplocephalus bungaroides*: serpentes, Elapidae). *Biological Conservation* 81:21–23
- Willis EO (1979) Behavior and ecology of two forms of Whitechinned Woodcreepers (*Dendrocincla merula*, *Dendrocolaptidae*) in Amazonia. *Papeis Avulsos Zoologia S. Paulo*, 33: 27-66.
- Wilman H, Belmaker J, Simpson JE et al (2014) EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95(7), 2027. <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>
- Yanoviak SP, Gora EM, Bitzer PM, et al (2019). Lightning is a major cause of large tree mortality in a lowland neotropical forest. *New Phytologist*, 225(5), 1936-1944. <https://doi.org/10.1111/nph.16260>
- Zellweger F, Baltensweiler A, Ginzler C et al (2016) Environmental predictors of species richness in forest landscapes : abiotic factors versus vegetation structure. *Journal of Biogeography* 1080–1090. <https://doi.org/10.1111/jbi.12696>
- Zhu W, Xiang W, Pan Q, et al (2016) Spatial and seasonal variations of leaf area index (LAI) in subtropical secondary forests related to floristic composition and stand characters. *Biogeosciences* 13:3819–3831. <https://doi.org/10.5194/bg-13-3819-2016>
- Zuquim G, Tuomisto H, Costa FRC, et al (2012) Broad Scale Distribution of Ferns and Lycophytes along Environmental Gradients in Central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44:752–762. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00880.x>

Online Resource - Supporting Information

Forest structure predicts plant and animal species diversity and composition changes in an Amazonian forest

Marcelle São Pedro^{1*}, Marielle N. Smith^{2,3}, Gabriela Zuquim⁴, Hanna Tuomisto⁴, Scott C. Stark², Lucas Amaral⁵, Paulo Estefano D. Bobrowiec⁶, Anderson S. Bueno⁷, Ubirajara Capaverde Jr⁸, Carolina Castilho⁹, Erick Esteban¹, Albertina Lima¹, William Magnusson¹, Juliana Menger¹⁰, Maria Goretti Pinto¹, Lorena Rincón¹, Valéria da Cunha Tavares⁶, Fabiano Waldez¹¹, Juliana Schietti^{5,1}

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, Brazil; Michigan State University, East Lansing, Michigan, United States of America; ³Bangor University, Bangor, United Kingdom; ⁴University of Turku, Turku, Finland; ⁵Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM, Brazil; ⁶Instituto Tecnológico Vale, Belém, PA, Brazil; ⁷Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Farroupilha, Júlio de Castilhos, RS, Brazil; ⁸Secretaria de Estado de Segurança Pública de Roraima, Boa Vista, RR, Brazil; ⁹Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Boa Vista, RR, Brazil; ¹⁰Helmholtz Centre for Environmental Research, Leipzig, Germany; ¹¹Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas, Tabatinga, AM, Brazil

* Corresponding author: Marcelle São Pedro (marcellespedro.as@gmail.com)

The summary description of the sampling methodology and species identification for each biological group. A full description is available in the respective scientific references.

Terrestrial herbs. Terrestrial herbs were sampled in plot widths of 1 m for ferns+lycophytes and 2 m for angiosperm herbs. Each individual rooted within the plot and greater than 5 cm in height was counted and identified. For most species, it was possible to distinguish and count individuals. In clonal species, each cluster of leaves (or stems in the case of Lycophytes) was counted as the same individual, if they were less than 20 cm apart (Costa et al. 2005).

Palms. Palms were sampled in plot width of 4 m and each individual above 1m height rooted within the plot was counted and identified. Stems belonging to clonal individuals were not counted as separate individuals (Costa et al. 2009).

Trees. Individuals with $DBH \geq 10$ cm were measured in plots of 0.5 ha (250 x 20 m) and individuals with $DBH \geq 1$ cm were measured in subplots of 0.1 ha (250 x 4 m) (Castilho et al. 2010). Each plot was sampled once during the sampling period. To have trees with $DBH \geq 1$ cm, we replicated the 0.1 ha dataset of trees only with $1 \text{ cm} \leq DBH < 10 \text{ cm}$ (small trees) five times to an area of 0.5 ha and joined it with the 0.5 ha dataset of trees with $DBH \geq 10$ cm. Doing that, we standardize the sample area of the two subsets and analyzed them separately. We also excluded six plots from trees above 1 cm DBH because they had only 3% of small trees identified at the species level.

Bats. Frugivorous bats were captured using eight ground-level mist nets (12 X 3 m, 19 mm mesh) per plot. Each plot was sampled on three non-consecutive nights, totaling 7056 net hours (1 net hour = one net open for one hour). Nets remained open between 18:00 and 00:00 h and were checked every 15 min (Capaverde et al. 2018).

Birds. Understory birds were sampled in three discrete periods during the sampling year: 10 January to 25 May, 12 July to 7 September, and 19 September to 19 November. Each plot was sampled once in each sampling period. The abundance of a given species in each plot was calculated as the total number of individuals captured in the three sampling periods. Sixteen 9-m mist nets were arranged in pairs along the 250-m length of each plot, such that each pair was separated from adjacent pairs by 10 m. In the first sampling period, eight mist nets with 50-mm mesh and eight mist nets with 70-mm mesh were used. In the later sampling, all mist nets had 32-

mm mesh. Mist nets were left open from 06:00 to 12:00 and checked hourly. Within-plot variation in mesh sizes does not affect ecological conclusions about differences among plots, as all mesh sizes were used in all plots (Bueno et al. 2012). We removed records of non-understory species that were randomly captured. We classified a species as an understory species when the sum of the ground, understory, and mid-high foraging strata was equal to or higher than 50%, according to the EltonTraits 1.0 database (Wilman et al. 2014).

Lizards. Lizards were sampled by using two complementary methods in each plot: visual sampling was conducted while walking along the plot in one direction and a finer-scale leaf litter search was conducted while walking back along the plot in the return direction, with a 10-minute break between routes. Visual sampling was carried out at a width of 10 m, inspecting the ground and the vegetation strata up to 4 m in height. The litter search was carried out at a width of 1 m, by stepping on the litter and observing the movement of lizards ahead. Thus, in each plot, the total abundance of each species was given by the sum of the individuals observed using the two methods (Pinto 2006).

Anurans. We used anuran data from three diurnal samples (November-December 2002, February-April 2003, and January-February 2004) and five nocturnal samples (November-December 2002, March-May 2003, November-December 2003, January-March 2004, and April-May 2004). In each plot, diurnal surveys were conducted in a width of 1 m, while two observers visually scanned and carefully turned over the leaf litter, detecting individuals by visual encounter. The nocturnal anuran assemblage was sampled by two complementary methods: visual encounter surveys and auditory sampling. For auditory sampling, the observers stopped in the middle of the plot every 10 m along the central line, then recorded the number of vocalizing individuals of each species and searched the litter and vegetation for anurans. Only one individual per species was noted in each 10-m segment to avoid double counting. All individuals located visually or by their call within 20 m of width were summed to give the nocturnal total abundance of each species per plot (Menin et al. 2007). We calculated the mean abundance per sampling period to attenuate the imbalance of 3 diurnal and 5 nocturnal samples. Thus, each species had a mean abundance of diurnal sampling and a mean abundance of nocturnal sampling per plot. For the analysis, we chose the highest mean abundance to consider the period in which each species is most active, following the same approach as Menin et al. (2007).

Table S1. Correlation between structural metrics (single and combined) and hydro-edaphic variables (HAND and sum of bases) in the 23 plots. Symbols in parentheses mean the significance level: “***”, “**”, “*”, and “.” for p-values 0, 0.001, 0.01, 0.05, and 0.1, respectively. HAND and the sum of bases had 0.67 (***) of correlation.

Structural metric	HAND	Sum of bases
Maximum canopy height	0.26	0.34
Mean canopy height	0.53 (**)	0.57 (**)
Elevation-relief ratio	-0.11	0.09
Leaf area index	-0.02	-0.29
Leaf area height volume	0.38 (.)	0.33
Gap fraction	0.10	0.06
Height of 50% incident light	0.43 (*)	0.66 (***)
Skewness	0.04	-0.33
Kurtosis	-0.18	-0.32
Canopy Shannon index	0.47 (*)	0.52 (*)
PCA axis 1	0.47 (*)	0.59 (**)
PCA axis 2	-0.07	0.20

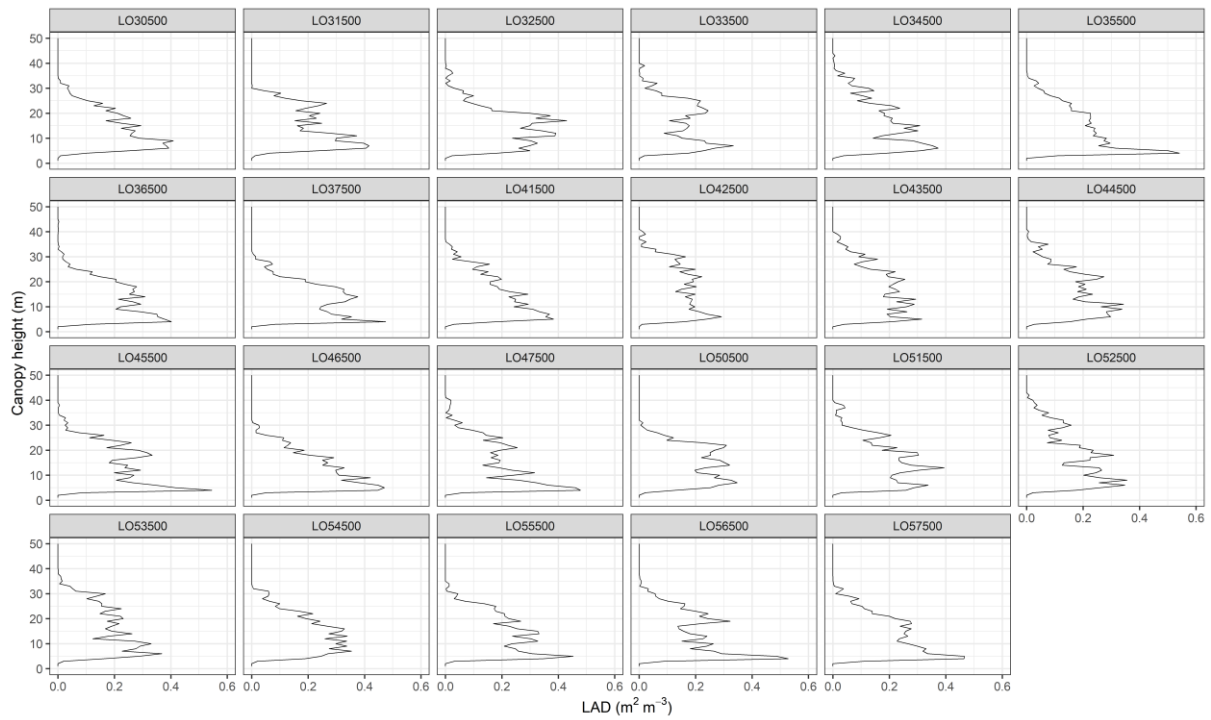


Figure S1. Leaf area density profiles of the 23 plots at Ducke Reserve.

Table S2. Contribution of each structural metric to the PCA axes.

Structural metrics	PCA axis 1	PCA axis 2
ERR	0.074147	0.452742
Gap fraction	0.073826	-0.17332
Ht.light50	0.464895	0.131914
Kurtosis	-0.1011	-0.49625
Skewness	-0.05729	-0.50153
LAHV	0.388331	-0.15474
LAI	-0.15477	-0.3716
Maximum canopy height	0.355302	-0.2836

Mean canopy height	0.469721	-0.05301
Canopy Shannon index	0.487636	-0.06718

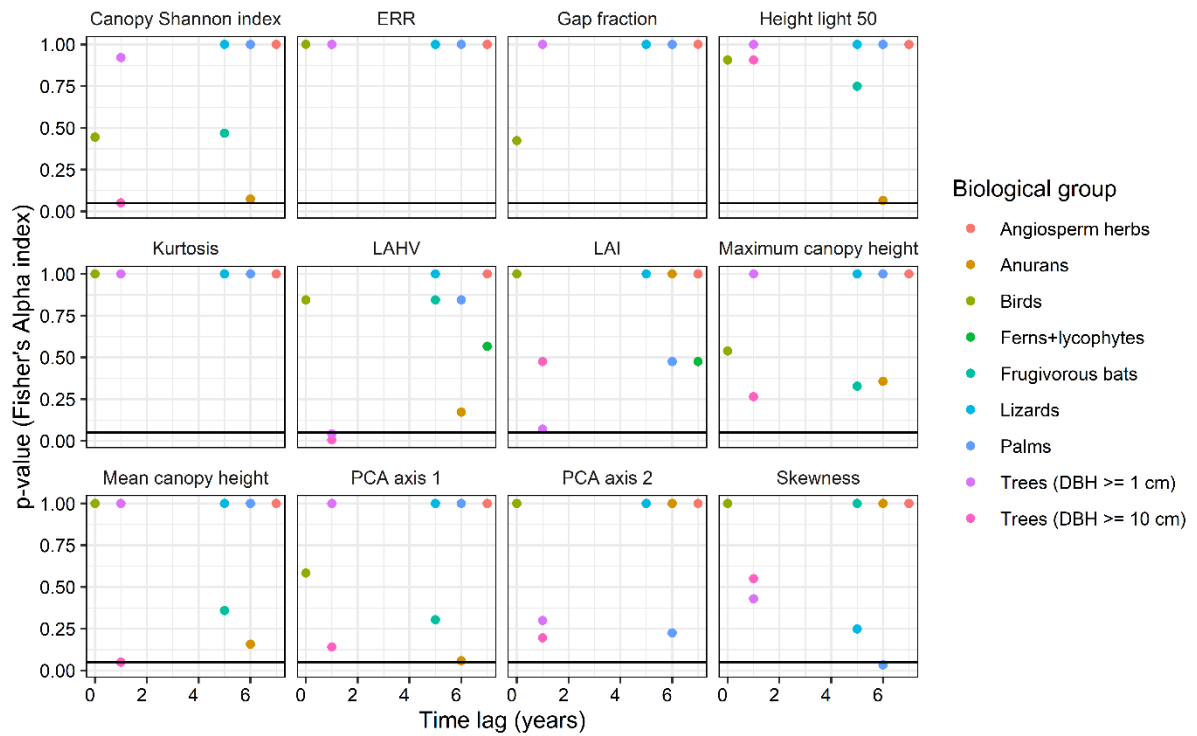


Figure S2. Time lag analysis of the structural models for Fisher's Alpha index. Each point represents a biological group according to the graph legend. The x-axis is the p-value of the structural metric in the structural model. The y-axis is the time lag between the census of the biological group and the lidar survey (2009).

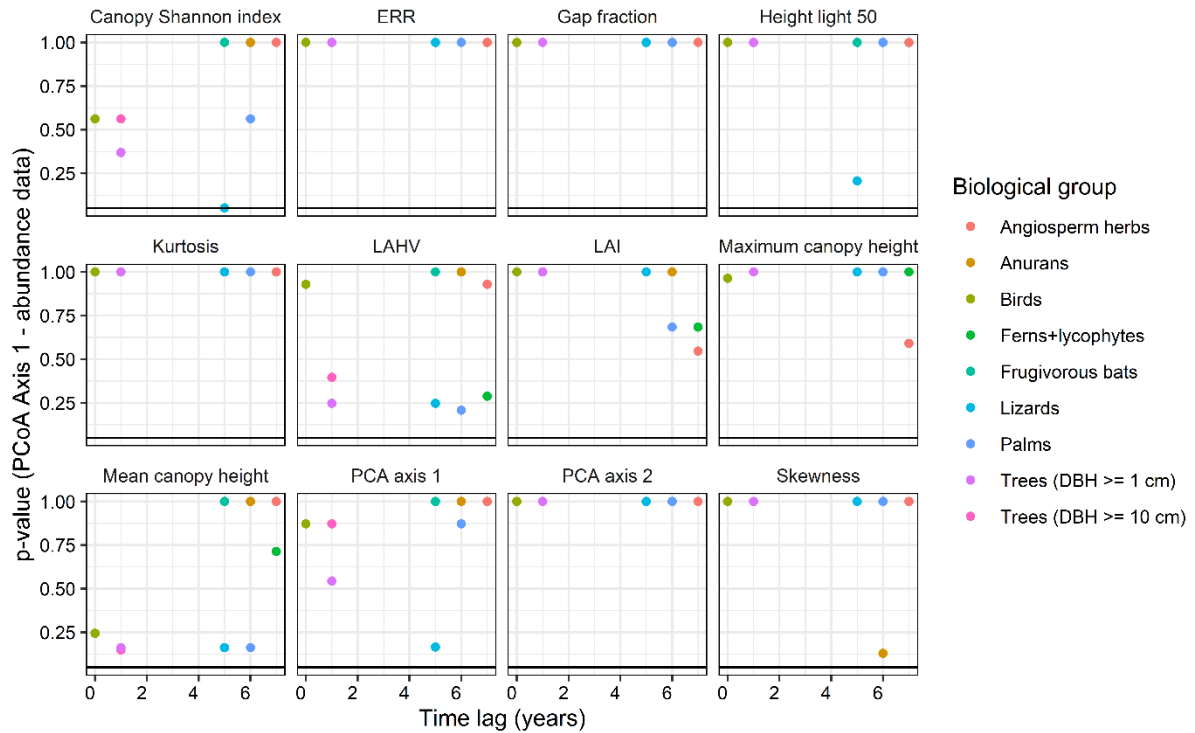


Figure S3. Time lag analysis of the structural models for species composition changes (PCoA axis 1 - abundance data). Each point represents a biological group according to the graph legend. The x-axis is the p-value of the structural metric in the structural model. The y-axis is the time lag between the census of the biological group and the lidar survey (2009).

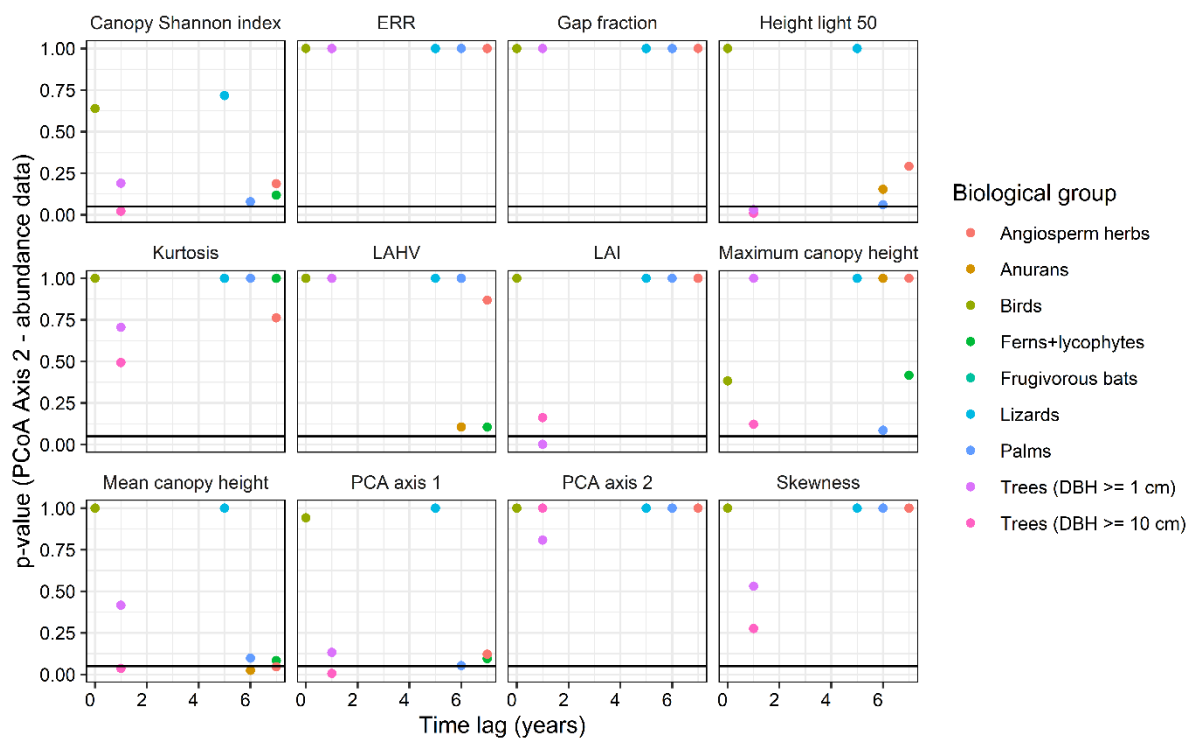


Figure S4. Time lag analysis of the structural models for species composition changes (PCoA axis 2 - abundance data). Each point represents a biological group according to the graph legend. The x-axis is the p-value of the structural metric in the structural model. The y-axis is the time lag between the census of the biological group and the lidar survey (2009).

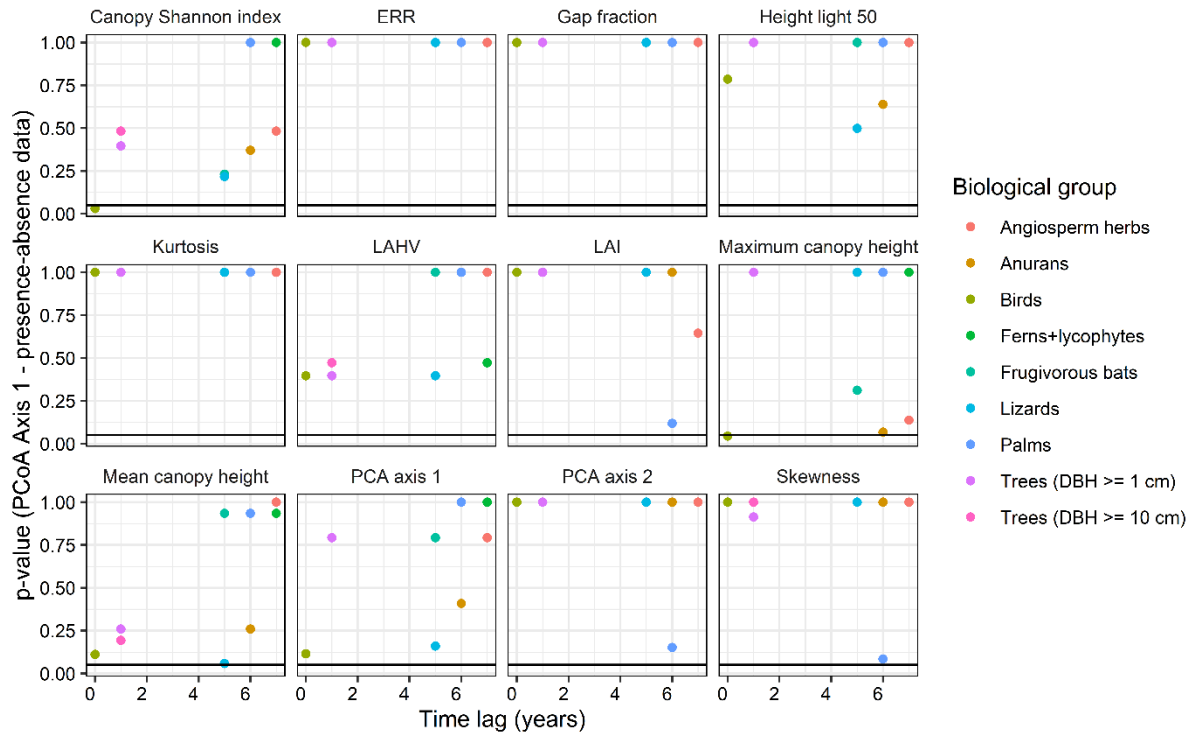


Figure S5. Time lag analysis of the structural models for species composition changes (PCoA axis 1 - presence-absence data). Each point represents a biological group according to the graph legend. The x-axis is the p-value of the structural metric in the structural model. The y-axis is the time lag between the census of the biological group and the lidar survey (2009).

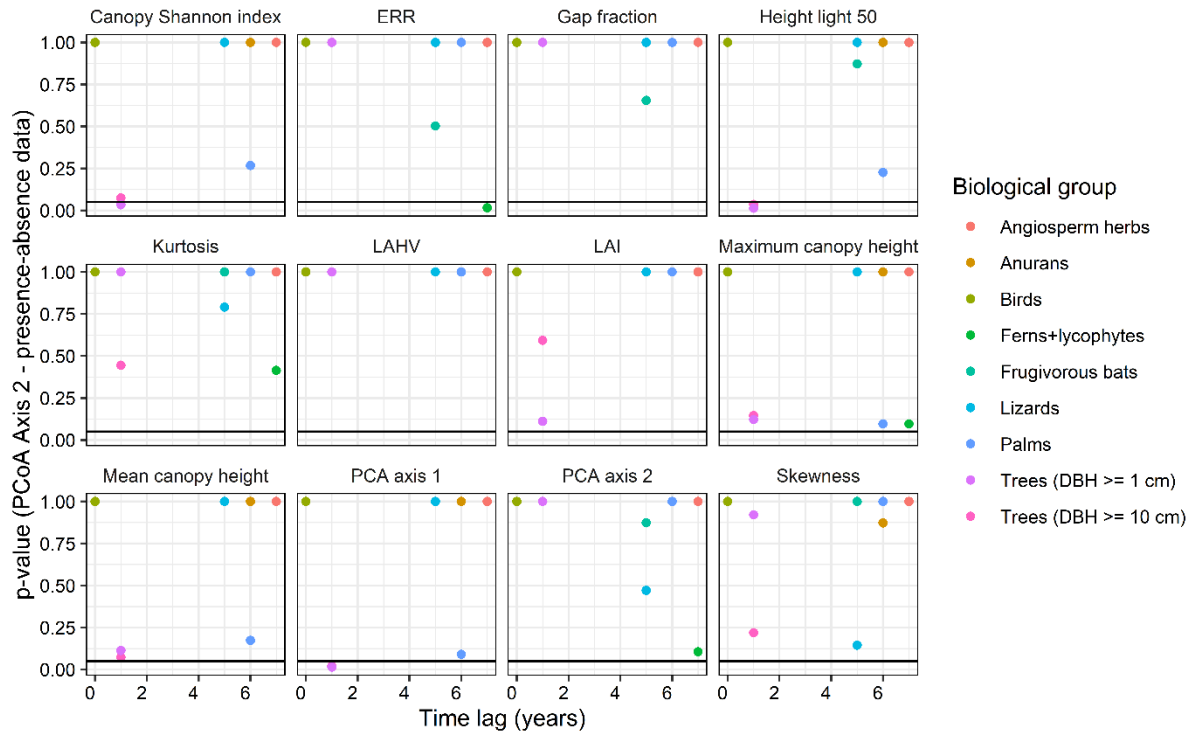


Figure S6. Time lag analysis of the structural models for species composition changes (PCoA axis 2 - presence-absence data). Each point represents a biological group according to the graph legend. The x-axis is the p-value of the structural metric in the structural model. The y-axis is the time lag between the census of the biological group and the lidar survey (2009).

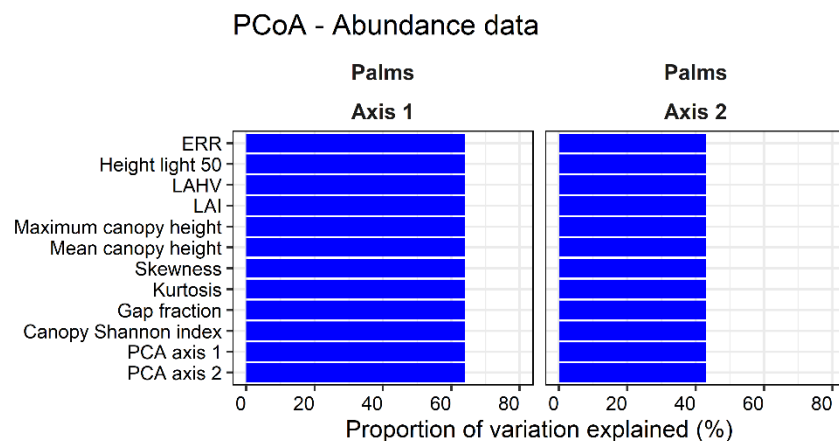


Figure S7. Variation partitioning of changes in species composition using abundance data. In each graph, the structural metric represents the variation partitioning of a full model including the respective structural metric and hydro-edaphic variables (HAND - terrain vertical distance to the nearest water drainage - and sum of bases). The biological group presented had only hydro-edaphic variables (blue) explaining their changes in species composition. For abbreviations of structural metrics see Table 2.

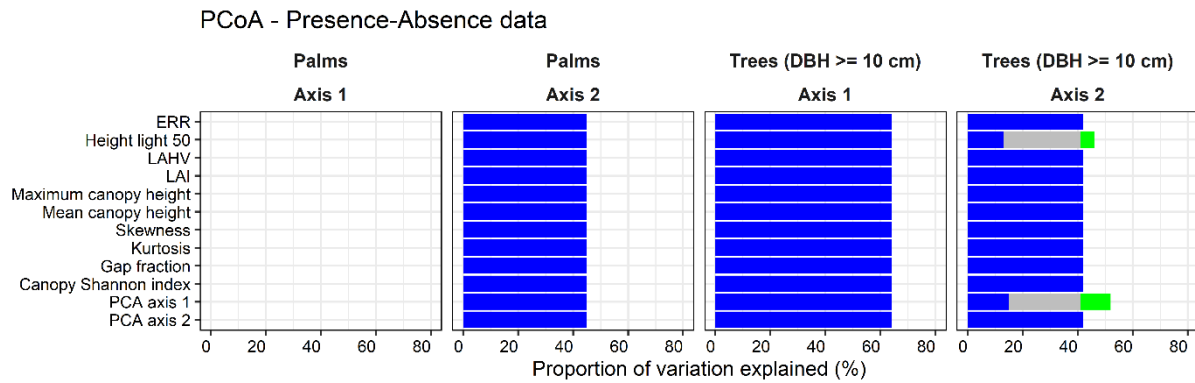


Figure S8. Variation partitioning of changes in species composition for palms and trees with $\text{DBH} \geq 10$ cm using presence-absence data. In each graph, forest structure metric represents the variation partitioning of a full model including the respective structural metric and hydro-edaphic variables. Green bars represent forest structure (single or multivariate metric), blue bars represent hydro-edaphic environment (terrain vertical distance to the nearest water drainage and sum of bases), and grey bars represent the shared contribution between the structural metric and hydro-edaphic variables.

Table S3. The proportion of variance (%) in species composition explained by the PCoA axes for each biological group.

Biological groups	Abundance data		Presence-absence data	
	PCoA axis	PCoA axis	PCoA axis	PCoA axis
	1	2	1	2
Ferns+lycophytes	45	23	70	18
Angiosperm herbs	39	21	35	20
Palms	64	18	67	13
Trees above 1 cm DBH	20	10	22	11

Trees above 10 cm DBH	19	9	19	9
Frugivorous bats	52	25	47	29
Birds	20	16	23	17
Lizards	47	21	44	31
Anurans	64	31	76	28

Marcelle São Pedro, Pedro Pequeno, Scott C. Stark,
Colaboradores, Juliana Schietti. **Vertical
stratification of wood density and species diversity
changes with water table depth in central
Amazonia.**

Status: Manuscrito em preparação para a revista
Journal of Ecology.

Vertical stratification of wood density and species diversity changes with water table depth in central Amazonia

Marcelle São Pedro^{1*}, Pedro Pequeno², Scott C. Stark³, Colaboradores, Juliana Schietti^{4,1}

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, Brazil; ²Universidade Federal de Roraima, Boa Vista, RR, Brazil; ³Michigan State University, East Lansing, Michigan, United States of America; ⁴Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM, Brazil

* Corresponding author: Marcelle São Pedro (marcellespedro.as@gmail.com)

Resumo

A estratificação vertical de florestas tropicais oferece diferentes condições ambientais que podem influenciar comunidades arbóreas e esta relação pode ser modulada por gradientes ambientais no espaço horizontal. Nós investigamos como a diversidade e composição de espécies e a densidade da madeira variam ao longo dos estratos verticais da floresta e como essas relações são moduladas pela profundidade do lençol freático. Nós utilizamos dados de 23 parcelas de uma floresta de terra-firme, onde cada parcela foi dividida em 10 estratos verticais. Utilizamos como variáveis respostas o índice de alfa de fisher, o primeiro eixo de ordenação da composição de espécies e o valor médio da densidade da madeira ponderado pela abundância relativa de cada espécie no estrato. Utilizamos modelos lineares generalizados mistos para análise estatística. Encontramos que uma estratificação vertical significativa da composição de espécies com base na presença-ausência e da densidade da madeira, especialmente em áreas com lençol freático mais profundo. Os estratos mais altos apresentaram maior densidade da madeira, provavelmente devido às maiores necessidades de suporte mecânico e à eficiência do transporte de água. Não encontramos fortes evidências de estratificação vertical da diversidade de espécies e da composição com base na abundância relativa. Nossas descobertas destacam importância de considerar os gradientes verticais e hidrológicos no manejo florestal, com implicações para a conservação da biodiversidade e o armazenamento de carbono.

Palavras-chave: diversidade de espécies, estrutura vertical, densidade da madeira, disponibilidade de água, ambientes de luz

1. Introdução

As florestas tropicais úmidas, como as da Amazônia, desempenham um papel crucial na regulação climática global, sendo responsáveis pela absorção de grandes quantidades de carbono e pela manutenção de uma biodiversidade excepcional, que é fundamental para os serviços ecossistêmicos globais (Malhi et al., 2008; Hoorn et al., 2010). A complexidade estrutural dessas florestas é marcada por uma estratificação vertical composta por diferentes camadas, como o sub-bosque, o dossel e as árvores emergentes, cada uma oferecendo condições microambientais únicas que podem influenciar a diversidade, a composição de espécies e características funcionais (Denslow 1987, Brokaw 1985, Montgomery & Chazdon 2001), contribuindo para a resiliência e funcionalidade do ecossistema, influenciando os padrões ecológicos e a dinâmica da floresta (Bunker et al., 2005; Wright, 2005). Apesar da relevância da estrutura vertical e microambientes associados para diferentes comunidades ecológicas, a maioria dos estudos que avaliaram essa relação a nível de estrato e não somente entre locais tiveram como foco comunidades de animais (Bernard 2001; de Souza Amorim et al. 2022), com poucos estudos avaliando comunidades arbóreas, principalmente em florestas tropicais (Bohlman 2015; Draper et al. 2021).

A variação na disponibilidade de luz é um fator crucial que molda a estrutura e a composição de espécies arbóreas em florestas tropicais, uma vez que as diferentes camadas da floresta – desde o sub-bosque até o dossel – apresentam condições de luz contrastantes, determinadas por múltiplos fatores (Montgomery & Chazdon, 2001; Whitmore, 1998). Elementos como a topografia e a altitude afetam a exposição solar e a intensidade de luz recebida em diferentes locais, enquanto características estruturais da floresta, como a altura das árvores e a arquitetura das copas, modulam a quantidade e o tipo de luz que chega ao sub-bosque (Denslow 1987, Poorter 1999). Além disso, a criação de clareiras, seja por distúrbios naturais, como queda de árvores e tempestades, seja por perturbações antropogênicas e eventos estocásticos, influencia de forma significativa a luminosidade nas camadas inferiores da floresta, ao permitir a entrada de luz direta e temporária nesses ambientes sombreados (Bazzaz, 1991). Assim, essa complexa rede de determinantes cria um mosaico de ambientes luminosos, permitindo uma maior diversidade de nichos ecológicos e sustentando uma elevada diversidade de espécies, cada uma adaptada a condições específicas de luminosidade ao longo do perfil vertical (Kitajima 1994). Dessa forma, os regimes de luz, influenciados por fatores locais e estruturais, desempenham um papel fundamental na organização da diversidade e composição da comunidade arbórea.

Os ambientes de luz na floresta tropical influenciam diretamente a variação na densidade da madeira das espécies arbóreas, pois a quantidade de luz disponível afeta as estratégias

ecológicas e o crescimento das árvores. Em condições de alta luminosidade, como no dossel e em clareiras abertas, árvores tendem a investir em tecidos de crescimento rápido e menos densos para maximizar o aproveitamento da luz, uma vez que estão sujeitas a uma intensa competição por espaço (Poorter et al., 2008; Wright et al., 2010). Em contraste, nas camadas inferiores e em áreas sombreadas, espécies mais tolerantes à sombra apresentam madeira mais densa, uma adaptação que favorece a longevidade e a resistência mecânica em ambientes onde o crescimento é mais lento e a sobrevivência a longo prazo é vantajosa (Chave et al., 2009; Muller-Landau, 2004). Assim, a variação de luz ao longo dos estratos da floresta contribui para uma diversidade funcional nas estratégias de uso da madeira, influenciando a composição das comunidades arbóreas e promovendo a coexistência de espécies com diferentes densidades de madeira.

A relação entre os ambientes de luz e a diversidade, composição de espécies e densidade da madeira das árvores na floresta tropical pode ser modulada pela disponibilidade de água no solo. A disponibilidade de água para as raízes das plantas pode ser representada pela profundidade do lençol freático (Fan et al., 2017), especialmente na Amazônia central, onde o relevo é dissecado (Rennó et al. 2008; Nobre et al. 2011). Em áreas onde o lençol freático é mais superficial, a maior disponibilidade hídrica pode reduzir o estresse de secas climatológicas nas camadas mais altas do dossel da floresta, permitindo que espécies com madeira menos densa, adaptadas a ambientes de alta luminosidade, se estabeleçam mais facilmente nesses estratos e até mesmo em estratos sombreados (Fauset et al., 2012). Em contraste, nas regiões onde o lençol freático é mais profundo, a limitação de água no solo exige que as espécies arbóreas adotem estratégias que aumentem sua eficiência hídrica e resiliência diante de secas climatológicas, o que inclui madeira mais densa e adaptada a condições de baixa disponibilidade hídrica e a diferentes intensidades de luz (Markesteijn & Poorter, 2009). Dessa forma, a profundidade do lençol freático não apenas influencia a sobrevivência e o crescimento das espécies em resposta aos gradientes de luz, mas também molda a diversidade e a composição funcional das comunidades arbóreas ao longo dos estratos verticais da floresta.

Nosso objetivo foi avaliar (i) como a diversidade, a composição e a densidade da madeira de espécies de árvores mudam ao longo dos estratos verticais da floresta e (ii) como a profundidade do lençol freático modula essas relações. Nós esperamos que a diversidade e composição de espécies mude entre os estratos verticais devido aos diferentes ambientes de luz associados, e que a diversidade seja maior nos estratos inferiores (mais sombreados) pela presença de espécies tolerantes à sombra, à baixa luminosidade, e de espécies que estão recrutando para chegar ao dossel. Também esperamos que essas relações sejam mais fortes onde o lençol freático é mais profundo pois nesses locais a altura da floresta tende a ser maior e, portanto, comportar mais

nichos de luz em seu interior, enquanto no outro extremo do gradiente hidrológico a floresta tende a ser mais baixa e mais iluminada. Para a densidade da madeira, esperamos uma diminuição em direção aos estratos mais altos devido a um maior investimento no crescimento em altura do que em tecidos lenhosos. Esperamos que esta relação seja mais forte conforme a profundidade do lençol freático aumenta devido a um maior sombreamento nos estratos inferiores, que favorece o estabelecimento de espécies tolerantes à sombra que priorizam resistência em vez de altura, já que não precisam competir tão intensamente pela luz.

2. Métodos

2.1. Área de estudo e delineamento amostral

A pesquisa foi realizada na Reserva Florestal Ducke (doravante Reserva Ducke), um sítio de pesquisa ecológica de longa duração (PELD) localizado 26 km a nordeste de Manaus, Amazonas, Brasil (2°57' 46.41"S; 59°55'22.21"W), na região central da Bacia amazônica. A área de estudo abrange 10.000 ha (10 × 10 km) de floresta tropical de terra-firme, com um dossel fechado de 30-37 m e árvores emergentes que atingem 40-45 m de altura (Ribeiro et al. 1999). A altitude varia entre 30-120 m a.s.l. e os solos são derivados da drenagem do pântano que existia na Amazônia ocidental no período Neógeno (Chauvel et al. 1987; Pupim et al. 2019). O relevo local é bem dissecado pelo sistema hidrográfico, resultando num gradiente de umidade e textura do solo desde planaltos argilosos com lençóis freáticos profundos, mudando gradualmente para vales arenosos com lençóis freáticos pouco profundos (Chauvel et al. 1987; Hodnett et al. 1997; Tomasella et al. 2008). De acordo com um registo climático local a longo prazo (1966-2016), a temperatura média anual é de 26 °C ± 1°C e a precipitação média anual é de 2572 ± 351 mm, com o mês mais seco (< 100 mm de precipitação) em agosto e o mês mais chuvoso em abril (Esteban et al. 2021).

Na Reserva Ducke há 72 parcelas permanentes distribuídas regularmente em intervalos de 1 km, cobrindo 64 km² de uma grade formada por trilhas de acesso de 8 km de comprimento (Magnusson et al. 2005; Costa e Magnusson 2010). Cada parcela é posicionada ao longo de uma linha central de 250 m de comprimento seguindo uma isolinha altitudinal para minimizar a variação de altitude e solo dentro da parcela, com diferentes larguras (e, portanto, áreas de amostragem) aplicadas para diferentes táxons de interesse (Magnusson et al. 2005; Costa e Magnusson 2010). No presente estudo, nós utilizamos dados de um total de 23 parcelas.

2.2. Amostragem de árvores

Utilizamos dados de árvores coletados entre 2007 e 2009, com cada parcela sendo amostrada uma vez durante este período (Castilho et al. 2010). Árvores com DAP ≥ 10 cm tiveram o diâmetro medido em parcelas de 0,5 ha (250 x 20 m) e árvores com DAP ≥ 1 cm tiveram o diâmetro medido em subparcelas de 0,1 ha (250 x 4 m) (Castilho et al. 2010). A descrição completa da metodologia de amostragem está disponível em Castilho et al (2010) e os dados e metadados estão disponíveis na base de dados ForestPlots.net (<https://forestplots.net/>). A identificação botânica foi feita por especialistas e está inclusa na base de dados. Utilizamos o total de 11.065 árvores identificadas a nível de espécie.

2.3. Perfil vertical e gradiente hidrológico local

Para representar os ambientes de luz ao longo do perfil vertical da floresta e a disponibilidade de água subterrânea para as plantas, nós utilizamos duas variáveis preditoras: (i) quantis de altura e (ii) altura acima da drenagem mais próxima (height above nearest drainage – HAND, em metros), respectivamente. Para determinar os quantis de altura, primeiro estimamos a altura total das árvores. Para isso, utilizamos a equação alométrica de Chave et al. (2014), que estima a altura individual das árvores a partir do diâmetro à altura do peito (DAP), incluindo uma variável bioclimática para considerar as condições ambientais da região especificada. Nós especificamos a região East-Central Amazonia, onde está localizada a Reserva Ducke. Utilizamos a função `retrieveH` do pacote `BIOMASS` no ambiente R para estimar a altura das árvores (Réjou-Méchain et al., 2017; R Core Team, 2024). Em seguida, calculamos 9 quantis de altura para obter 10 intervalos entre quantis (perfil vertical) para cada parcela a partir da distribuição de frequência da altura das árvores na respectiva parcela. Dessa forma, representamos os estratos verticais como camadas relativas à altura máxima de cada parcela, com diferenças relativas à incidência máxima de luz recebida no topo do dossel, e portanto, representando diferentes ambientes de extinção de luz. Além disso, cada intervalo entre quantis manteve aproximadamente 45 árvores. Assim, os estratos têm um número aceitável de indivíduos arbóreos para ser considerado uma comunidade. Utilizamos o HAND por ser um forte indicador da profundidade do lençol freático na região e uma métrica robusta de gradiente hidrológico local importante para a comunidade vegetal (Rennó et al. 2008, Schiatti et al. 2014).

2.4. Diversidade, composição e densidade da madeira das comunidades arbóreas

Como variáveis resposta do estudo, determinamos a diversidade e composição de espécies, e a densidade da madeira das assembleias de árvores presentes em cada estrato vertical das parcelas estudadas. Quantificamos a diversidade de espécies usando o índice alfa de Fisher (Fisher et al. 1943), que tem baixa sensibilidade ao tamanho da amostra (Condit et al. 1998). Embora cada intervalo entre quantis de uma mesma parcela tenha tido o mesmo número de indivíduos, o número por intervalo varia entre parcelas devido à variação da abundância total entre elas. Calculamos o índice alfa de Fisher (α) de acordo com a seguinte equação:

$$S = \alpha \ln \left[\left(1 + \frac{N}{\alpha} \right) \right] \quad \text{equação 1}$$

Em que S é o número de espécies, $\ln$ é o logaritmo neperiano e N é o número de indivíduos. A composição do conjunto de espécies foi representada pelo primeiro eixo de uma ordenação de Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para avaliar as mudanças na identidade e abundância das espécies entre estratos verticais de cada parcela. As matrizes de dissimilaridade para ordenação foram calculadas com o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis sobre as abundâncias relativas das espécies e o índice de dissimilaridade de Sørensen sobre os dados de presença-ausência. Analisamos as mudanças na composição usando dados de abundância e presença-ausência para entender se as relações seriam restritas às espécies mais comuns (já que as ordenações baseadas em dados de abundância são tendenciosas para as espécies comuns e as ordenações baseadas em dados de presença-ausência dão o mesmo peso às espécies comuns e raras). Usamos as funções *fisher.alpha* para o cálculo do índice alfa de Fisher e *cmdscale* para a ordenação PCoA do pacote *vegan* (Oksanen et al. 2014).

Obtivemos a densidade da madeira das árvores a partir do banco de dados *Global Wood Density Database* (Chave et al. 2006; Zanne et al. 2009) utilizando a função *getWoodDensity* do pacote *BIOMASS*, que atribuiu os valores médios em g/cm³ para cada indivíduo a nível de espécie, gênero ou família (Réjou-Méchain et al., 2017). Do total de 937 espécies, 49% tiveram valores de densidade da madeira atribuídos no nível de espécie, 46% no nível de gênero e 5% no nível de família. A densidade da madeira em cada estrato vertical foi obtida pela média ponderada da comunidade (CWM - Community Weighted Mean), onde o valor médio da densidade da madeira foi ponderado pela abundância relativa de cada espécie no estrato. As ponderações das espécies presentes na comunidade (estrato) foram somadas resultando no CWM para a densidade da madeira (Lavorel et al., 2008).

2.5. Análise estatística

Para avaliar como a diversidade, a composição e a densidade da madeira de espécies de árvores mudam ao longo dos estratos verticais da floresta e como a profundidade do lençol freático modula essas relações, utilizamos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs, do inglês) considerando a interação entre os estratos verticais e a profundidade do lençol freático. Para a diversidade e densidade da madeira, utilizamos a distribuição gamma e função de ligação log e para a composição utilizamos distribuição gaussiana e função de ligação identity. Separamos as variáveis preditoras em efeitos fixos e incluímos as parcelas como efeito aleatório para levar em conta os erros autocorrelacionados dentro das parcelas (entre os estratos verticais) (variável resposta $\sim$ estrato vertical * HAND + (1|parcela)). Quando não encontramos evidência de interação, testamos o efeito independente das variáveis preditoras (variável resposta $\sim$ estrato vertical + HAND + (1|parcela)). Usamos o R^2 marginal para estimar o ajuste do modelo, que considera apenas os efeitos fixos dos preditores. Consideramos 23 parcelas independentes divididas em 10 estratos cada, e com isso, tivemos um total de 230 unidades amostrais ($n = \text{estrato}$) dependentes devido à repetição dos estratos por parcela.

Todas as análises estatísticas e visualizações foram realizadas no ambiente estatístico R versão 4.4.1 (R Core Team, 2024). Os GLMMs foram ajustados usando o pacote *glmmTMB* (Brooks et al., 2017), o R^2 marginal foi calculado usando o pacote *performance* (Lüdtke et al., 2021) e as parciais dos modelos foram geradas usando os pacotes *visreg* (Breheny & Burchett, 2017) e *ggplot2* (Wickham, 2016). Os gráficos de regressão parcial usam resíduos parciais para mostrar a relação entre a variável dependente e cada preditor, descontando os efeitos dos demais fatores incluídos no modelo.

3. Resultados

Diversidade de espécies

A diversidade de espécies (medida pelo índice Alfa de Fisher) não respondeu a uma interação entre o estrato vertical da floresta e altura do terreno em relação à drenagem mais próxima (Tabela S1, Material suplementar). Estes preditores tiveram efeitos independentes significativos, porém extremamente fracos ($p < 0,05$; R^2 marginal = 9,1%; Tabela S1, Figura 1).

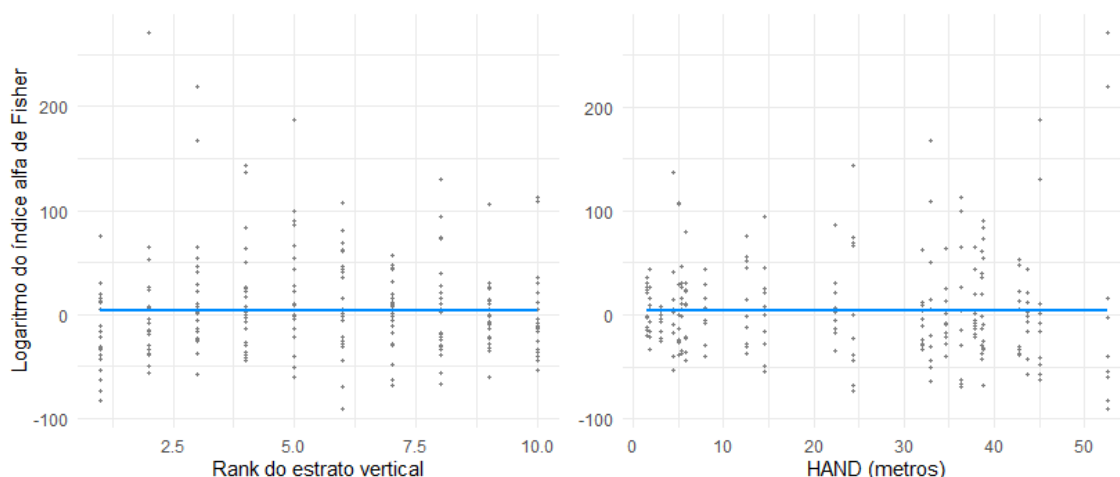


Figura 1. Regressões parciais do modelo do logaritmo do índice Alfa de Fisher em função do estrato vertical e HAND. Cada ponto representa um estrato dentro de uma parcela ($n = 230$). As linhas representam o ajuste do modelo para cada variável preditora. O eixo vertical são resíduos parciais, e os gráficos mostram a resposta da variável dependente a cada preditor controlando os efeitos dos demais preditores incluídos no modelo.

Composição de espécies

O primeiro eixo da PCoA explicou 17,45% das mudanças de abundância relativa da composição de espécies entre estratos. A composição de espécies não mudou em sua abundância relativa em função do estrato vertical, somente em função da profundidade da drenagem mais próxima, embora o modelo tenha explicado apenas 9% (R^2 marginal) desta variação (Tabela S1; Figura 2). Não encontramos interação significativa entre estrato vertical e HAND (Tabela S1).

Para a composição de espécies com base na presença e ausência, o primeiro eixo da PCoA explicou apenas 3,68% da variação entre estratos. Com base neste eixo, encontramos que a taxa de mudança na composição de espécies com a altura do estrato vertical (entre estratos) é maior em locais com maior HAND, ou seja, em locais com maior profundidade do lençol freático (Tabela S1; Figura 2). O poder de explicação considerando os efeitos fixos do modelo (R^2 marginal) foi de 64,1% (Table S1).

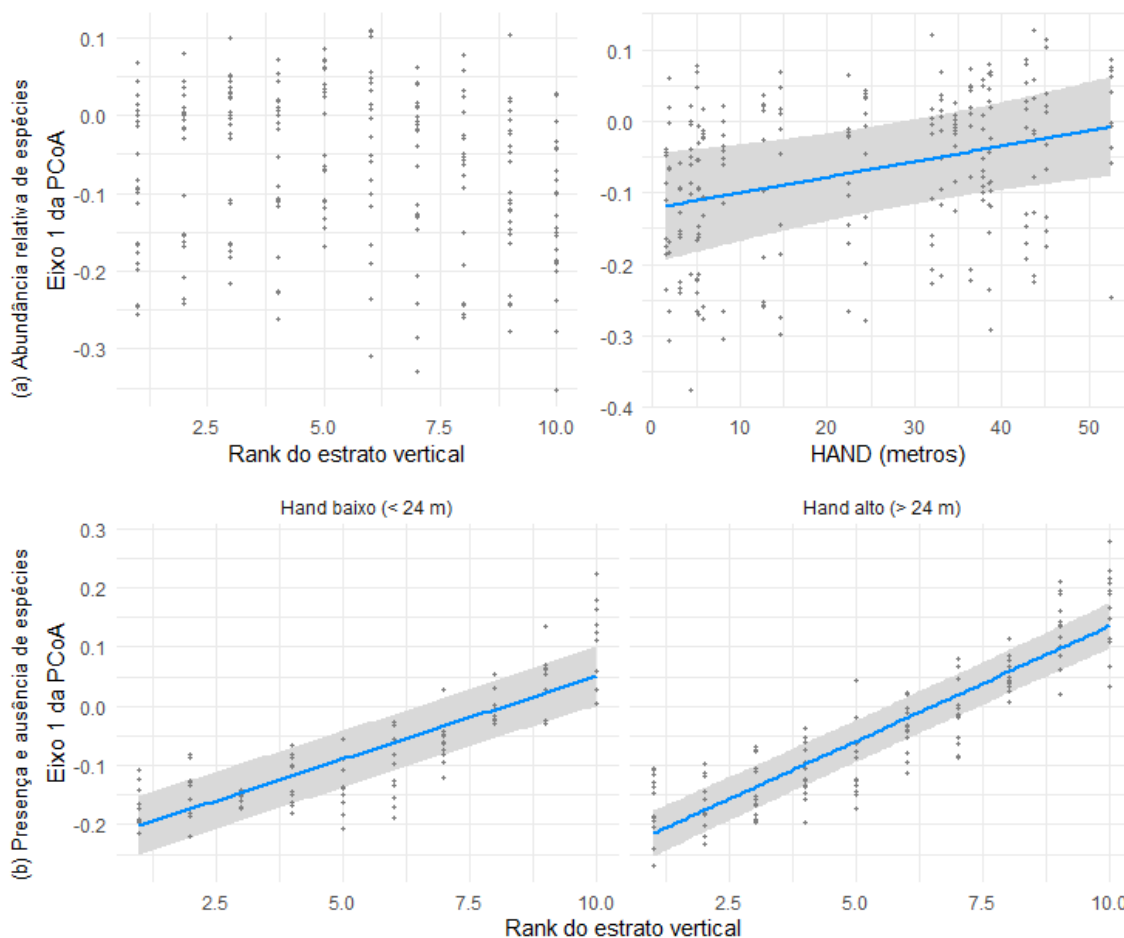


Figura 2. Regressões parciais do modelo de mudança de composição de espécies em função do estrato vertical e HAND, baseado em dados de abundância relativa (a) e de presença e ausência de espécies (b). Cada ponto representa um estrato dentro de uma parcela ($n = 230$). As linhas representam o ajuste do modelo para cada variável preditora. O eixo vertical são resíduos parciais, e os gráficos mostram a resposta da variável dependente a cada preditor controlando os efeitos dos demais preditores incluídos no modelo. Gráfico sem linha de tendência não apresentou relação significativa entre preditor e variável dependente ($p < 0,05$). O HAND de 24 m representa o valor da mediana a partir do qual a taxa de mudança da composição de espécies com a altura do estrato vertical é maior.

Densidade da madeira

Encontramos que a densidade da madeira aumenta quanto mais alto o estrato vertical da floresta, com uma taxa de mudança maior na densidade da madeira com a altura do estrato vertical em locais com maior HAND, ou seja, em locais com maior profundidade do lençol freático (Tabela S1, Figura 3). A diferença nas taxas de mudança de densidade da madeira foi observada entre valores de HAND menores e maiores que o valor da mediana (HAND = 24 m).

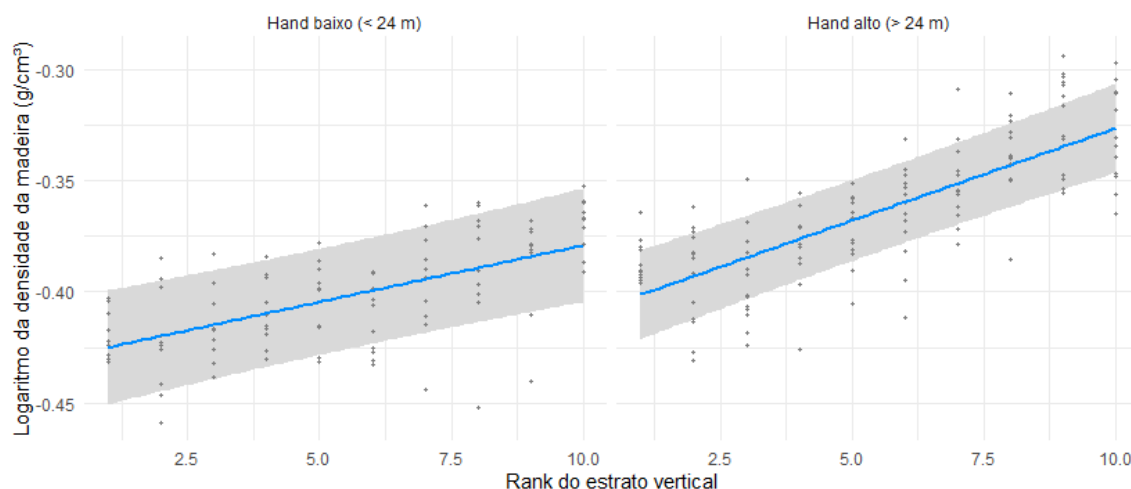


Figura 3. Regressões parciais do modelo do logaritmo da densidade da madeira em função da interação entre estrato vertical e HAND. Cada ponto representa um estrato vertical dentro de uma parcela ($n = 230$). As linhas representam o ajuste do modelo para a interação considerando parcelas com lençol freático raso (HAND abaixo da mediana; esquerda) e profundo (HAND acima da mediana; direita). O eixo vertical são resíduos parciais, e os gráficos mostram a resposta da variável dependente a cada preditor controlando os efeitos dos demais preditores incluídos no modelo. O HAND de 24 m representa o valor da mediana a partir do qual a taxa de mudança da composição de espécies com a altura do estrato vertical é maior.

4. Discussão

Nosso estudo teve como objetivo avaliar as variações na diversidade, composição de espécies e densidade da madeira ao longo dos estratos verticais, considerando o gradiente de profundidade do lençol freático. Não encontramos evidência e padrão claro de variação vertical da diversidade e da composição com base na abundância relativa das espécies. No entanto, encontramos que a composição com base na presença e ausência das espécies e densidade da madeira mudam nos estratos verticais da floresta e que essa variação entre estrato é mais acentuada onde o lençol freático é mais profundo.

A ausência de mudanças significativas na abundância relativa das espécies entre os estratos verticais, mas com uma relação clara com o HAND, sugere que o gradiente hídrico pode ser mais determinante para a distribuição de espécies do que o ambiente de luz associado ao estrato vertical. Áreas com maior HAND, que indicam maior profundidade do lençol freático, podem impor restrições fisiológicas para espécies com capacidade limitada de acesso a água em camadas profundas do solo, favorecendo aquelas com adaptações específicas, como raízes profundas ou

maior tolerância ao déficit hídrico (Fan et al. 2017). No entanto, o modelo para composição de espécies com dados de abundância relativa apresentou baixo poder de explicação, o que pode ser atribuído a uma provável dominância de poucas espécies que mascaram variações sutis no restante da comunidade (Hubbell, 2001; McGill et al., 2007; Magurran, 2021). Essa dominância pode limitar a capacidade de o modelo capturar a influência ambiental sobre espécies menos abundantes, tornando a análise de abundância relativa menos eficaz para desvendar padrões que envolvam a diversidade. Por outro lado, a maior taxa de mudança na composição de espécies com base na presença e ausência ao longo dos estratos verticais em locais com HAND elevado sugere um papel modulador da luz. Camadas superiores do dossel, onde a radiação solar é mais intensa, favorecem espécies adaptadas a condições de alta luminosidade, enquanto camadas inferiores, com luz mais difusa, sustentam espécies especializadas em ambientes sombreados (Denslow 1987). Em locais com HAND elevado, essas diferenças podem ser amplificadas, uma vez que a limitação hídrica nas camadas superiores pode restringir ainda mais a distribuição de espécies dependentes de umidade. Essa interação entre gradientes de luz e disponibilidade hídrica cria uma dinâmica ecológica única que pode estar relacionada à coexistência e segregação de nichos entre espécies florestais. Além disso, a alta variabilidade explicada pelo modelo em dados de presença e ausência reflete a sensibilidade dessa abordagem a padrões binários de ocupação, que capturam respostas específicas das espécies a gradientes ambientais, mesmo quando a contribuição total da variação explicada pelo eixo de ordenação é relativamente baixa. Esse resultado ressalta que a presença e ausência de espécies é mais sensível às interações entre fatores edáficos e condições de luz, especialmente em cenários de maior HAND.

Encontramos que a densidade da madeira aumenta quanto mais alto o estrato e que a taxa de mudança desta relação é maior quanto mais profundo é o lençol freático. Seria razoável esperar que em ambientes com menos luz, como os estratos inferiores da floresta, dominassem espécies com crescimento mais lento e, portanto, maior densidade da madeira. Porém, nos estratos superiores da floresta, o maior porte da árvore, maior necessidade de sustentação (King et al., 2006, 2009; Larjavaara & Muller-Landau, 2010) e maior exposição a ventos (King et al., 2009; Putz et al., 1983) parece ser uma força seletiva mais forte para espécies com madeiras mais densas. Em locais onde o lençol freático é mais profundo, as árvores nos estratos mais altos enfrentam ainda uma maior necessidade de conservação no transporte de água e resistência ao embolismo (devido a menor disponibilidade de água no solo desses locais), o que favorece espécies com maior densidade de madeira (Hacke et al., 2001). Árvores com madeira mais densa tendem a ser menos vulneráveis ao embolismo no xilema e a manter a condução de água sob estresse hídrico, o que é essencial em áreas com menor acesso à água do solo, conforme demonstrado em florestas tropicais

(Poorter et al., 2010). Uma maior proporção de fibras também poderia explicar madeiras mais densas e mais resistentes ao embolismo (Janssen et al 2020), o que também conferiria maior resistência mecânica (Poorter et al. 2010). Adicionalmente, florestas onde o solo é bem drenado, com lençol freático relativamente profundo, geralmente possuem árvores mais altas (Schiatti et al 2014; Costa et al 2023), aumentando a competição por luz e favorecendo a seleção de espécies tolerantes à sombra, inclusive no sub-bosque.

A densidade da madeira é uma característica funcional que afeta diretamente a capacidade de armazenamento de carbono das árvores, uma vez que espécies com madeira mais densa tendem a armazenar mais carbono por unidade de biomassa (Baker et al., 2004; Chave et al., 2014). Nossos resultados indicam uma relação previsível entre altura e investimento em suporte mecânico, o que sugere que florestas mais altas possuem maiores estoques de carbono não apenas devido ao tamanho das árvores (Bin et al., 2024), mas também pela maior densidade da madeira nas árvores do estrato superior da floresta. Essa densidade mais elevada confere estabilidade aos estoques de carbono, apesar das taxas de crescimento mais lentas associadas a essas espécies (Quesada et al., 2012; Poorter et al., 2010). Além disso, árvores com madeira mais densa são mais resistentes a perturbações, como ventos fortes e secas (Putz et al. 1983, King et al. 2009, Greenwood et al. 2017), o que torna florestas dominadas por essas árvores nos estratos superiores mais resilientes a eventos extremos. Por outro lado, áreas com lençol freático mais superficial, onde predominam árvores de crescimento rápido e madeira menos densa, podem se regenerar mais rapidamente após distúrbios, embora com menor capacidade de armazenamento de carbono (Raymundo et al. 2019).

5. Conclusão

A profundidade do lençol freático modula as relações entre os estratos verticais da floresta e os atributos ecológicos e funcionais das espécies arbóreas. Observamos mudanças na composição de espécies com base na presença e ausência entre estratos verticais, mais pronunciadas em áreas com maior profundidade do lençol freático, refletindo a interação entre gradientes de luz e disponibilidade hídrica. Além disso, a densidade da madeira aumenta nos estratos superiores, especialmente em locais com lençol freático mais profundo, devido à necessidade de suporte mecânico e resistência ao estresse hídrico. Esses resultados destacam a importância de considerar gradientes verticais e hídricos no manejo florestal, com implicações para a conservação da biodiversidade e o armazenamento de carbono. Pesquisas futuras podem incorporar tecnologias avançadas, como LiDAR, para melhorar a caracterização dos ambientes de luz, além de explorar outros traços funcionais, como área foliar específica, aprofundando nossa

compreensão sobre os mecanismos subjacentes às relações entre estrutura da floresta, funcionalidade das espécies e dinâmica ambiental.

Referências bibliográficas

- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., et al. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00751.x>
- Bazzaz, F. A. (1991). Habitat selection in plants. *American Naturalist*, 137(S1), S116–S130.
- Bernard, E. (2001). Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17(1), 115–126. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001079>
- Bin, Y., Russo, S. E., Zhang, J., Li, Y., Cao, H., Ye, W., & Lian, J. (2024). Functional traits are more strongly correlated with biomass than diameter growth. *Journal of Ecology*, 112, 1225–1239. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14281>
- Bohlman, S. A. (2015). Species diversity of canopy versus understory trees in a neotropical forest: Implications for forest structure, function and monitoring. *Ecosystems*, 18, 658–670. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9854-0>
- Breheny, P., & Burchett, W. (2017). Visualization of regression models using visreg. *The R Journal*, 9, 56–71.
- Brokaw, N. V. L. (1985). Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology*, 66(3), 682–687. <https://doi.org/10.2307/1940529>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Bunker, D. E., DeClerck, F., Bradford, J. C., Colwell, R. K., Perfecto, I., Phillips, O. L., Sankaran, M., & Naeem, S. (2005). Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, 310(5750), 1029–1031. <https://doi.org/10.1126/science.1117682>

- Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N. O., Luizão, R. C. C., 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., ter Steege, H., & Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16(6), 2356–2367.
- Chave, J., Rejou-Mechain, M., Burquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., ... & Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Chauvel, A., Lucas, Y., & Boulet, R. (1987). On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus. *Experientia*, 43(3), 234–241.
- Condit, R., Foster, R. B., Hubbell, S. P., Sukumar, R., et al. (1998). Assessing forest diversity on small plots: Calibration using species-individual curves from 50-hectare plots. In F. Dallmeier & J. A. Comiskey (Eds.), *Forest biodiversity research, monitoring and modelling: Conceptual background and Old World case studies* (pp. 247–268). UNESCO.
- Costa, F. R. C., Magnusson, W. E. (2010). The need for large-scale, integrated studies of biodiversity - the experience of the program for biodiversity research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservacao*, 8(1), 3–12. <https://doi.org/10.4322/natcon.00801001>
- Costa, F. R. C., Schiatti, J., Stark, S. C., & Smith, M. N. (2023). The other side of tropical forest drought: Do shallow water table regions of Amazonia act as large-scale hydrological refugia from drought? *New Phytologist*, 237(2), 714–733. <https://doi.org/10.1111/nph.17914>
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 431–451.
- de Souza Amorim, D., Brown, B. V., Boscolo, D., et al. (2022). Vertical stratification of insect abundance and species richness in an Amazonian tropical forest. *Scientific Reports*, 12(1), 1734. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05677-y>

- Draper, F. C., Costa, F. R. C., Arellano, G., Phillips, O. L., Duque, Á., et al. (2021). Amazon tree dominance across forest strata. *Nature Ecology and Evolution*, 5(6), 757–767. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01418-y>
- Esteban, E. J. L., Castilho, C. V., Melgaço, K. L., & Costa, F. R. C. (2021). The other side of droughts: Wet extremes and topography as buffers of negative drought effects in an Amazonian forest. *New Phytologist*, 229(4), 1995–2006. <https://doi.org/10.1111/nph.17005>
- Fan, Y., Miguez-Macho, G., Jobbágy, E. G., Jackson, R. B., & Otero-Casal, C. (2017). Hydrologic regulation of plant rooting depth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(40), 10572–10577. <https://doi.org/10.1073/pnas.1712381114>
- Fauset, S., Baker, T. R., Lewis, S. L., Feldpausch, T. R., Affum-Baffoe, K., Foli, E. G., ... & Swaine, M. D. (2012). Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. *Ecology Letters*, 15(10), 1120–1129. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01834.x>
- Fisher, R. A., Corbert, A. S., & Williams, C. B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, 12(1), 42–58.
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C. D., ... & Jump, A. S. (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*, 20(4), 539–553. <https://doi.org/10.1111/ele.12748>
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., ... & Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927–931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Hodnett, M. G., Vendrame, I. F., De Oliveira Marques Filho, A., Oyama, M. D., & Tomasella, J. (1997). Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia: I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. *Hydrology and Earth System Sciences*, 1(2), 265–277. <https://doi.org/10.5194/hess-1-265-1997>

- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (MPB-32). Princeton University Press. <http://www.jstor.org/stable/j.ctt7rj8w>
- Janssen, T. A. J., Hölttä, T., Fleischer, K., Naudts, K., & Dolman, H. (2020). Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant, Cell & Environment*, 43(4), 965–980. <https://doi.org/10.1111/pce.13687>
- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S., & Noor, N. S. M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(4), 670–680.
- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S., & Nur Supardi, M. N. (2009). Trees approach gravitational limits to height in tall lowland forests of Malaysia. *Functional Ecology*, 23(2), 284–291.
- Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98(4), 419–428. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00324232>
- Larjavaara, M., & Muller-Landau, H. C. (2010). Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology*, 24(4), 701–705.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., & Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1), 134–147.
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Magnusson, W. E., Lima, A. P., Luizão, R., et al. (2005). RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5(2), 1–6. <https://doi.org/10.1590/s1676-06032005000300002>
- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., & Nobre, C. A. (2008). Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319(5860), 169–172. <https://doi.org/10.1126/science.1146961>
- Markestijn, L., & Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 97(2), 311–325.

McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I., & White, E. P. (2007). Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10(10), 995-1015. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x>

Montgomery, R. A., & Chazdon, R. L. (2001). Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology*, 82(10), 2707–2718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2707:FSCAAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2707:FSCAAL]2.0.CO;2)

Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36(1), 20-32. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2004.tb00292.x>

Nobre, A. D., Cuartas, L. A., Hodnett, M., Rennó, C. D., Rodrigues, G., Silveira, A., Waterloo, M., & Saleska, S. (2011). Height above the nearest drainage – a hydrologically relevant new terrain model. *Journal of Hydrology*, 404(1-2), 13–29.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., et al. (2020). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13(3), 396-410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00332.x>

Poorter, L., van de Plassche, M., Willems, S., & Boot, R. G. (2004). Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*, 6(6), 746-754. <https://doi.org/10.1055/s-2004-831915>

Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona, J. C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S. J., Muller-Landau, H. C., Peña-Claros, M., Webb, C. O., & Wright, I. J. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.

Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., & Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481-492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>

- Pupim, F. N., Sawakuchi, A. O., Almeida, R. P., Ribas, C. C., Kern, A. K., Hartmann, G. A., Chiessi, C. M., Tamura, L. N., Mineli, T. D., Savian, J. F., Grohmann, C. H., Bertassoli, D. J., Stern, A. G., Cruz, F. W., & Cracraft, J. (2019). Chronology of Terra Firme formation in Amazonian lowlands reveals a dynamic Quaternary landscape. *Quaternary Science Reviews*, 210, 154-163. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.03.008>
- Putz, F. E., Coley, P. D., Lu, K., Montalvo, A., & Aiello, A. (1983). Uprooting and snapping of trees: Structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(5), 1011–1020.
- Quesada, C. A., Phillips, O. L., Schwarz, M., et al. (2012). Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9(6), 2203–2246. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>
- Raymundo, D., Prado-Junior, J., Alvim Carvalho, F., et al. (2019). Shifting species and functional diversity due to abrupt changes in water availability in tropical dry forests. *Journal of Ecology*, 107(1), 253–264. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13031>
- Rejou-Mechain, M., Tanguy, A., Piponiot, C., Chave, J., & Herault, B. (2017). BIOMASS: an R package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(9), 2041-210X. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753>
- Rennó, C. D., Nobre, A. D., Cuartas, L. A., et al. (2008). HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment*, 112(9), 3469–3481. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.03.018>
- Ribeiro, J. E. L. S., Hopkins, M. J. G., Vicentini, A., et al. (1999). *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Manaus, AM, Brazil: INPA.
- Schietti, J., Emilio, T., Rennó, C. D., et al. (2014). Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology and Diversity*, 7(1-2), 241–253. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.783642>
- Tomasella, J., Hodnett, M. G., Cuartas, L. A., et al. (2008). The water balance of an Amazonian micro-catchment: The effect of interannual variability of rainfall on hydrological behaviour. *Hydrological Processes*, 22(13), 2133–2147. <https://doi.org/10.1002/hyp.6813>
- Whitmore, T. C. (1998). *An introduction to tropical rain forests*. Oxford University Press.

Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(10), 553-560.

Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J., et al. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91(12), 3664-3674. <https://doi.org/10.1890/09-2335.1>

Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., ... & Chave, J. (2009). Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. *Dryad Digital Repository*. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.234>

Material suplementar

Table S1. Resultado dos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) para índice de alfa de fisher, composição de espécies e densidade da madeira (variáveis dependentes) em função do estrato vertical da floresta (quantis de altura) e altura acima da drenagem mais próxima (HAND) (variáveis preditoras fixas). Parcelas foram consideradas como efeito aleatório em todos os modelos. Para a diversidade e densidade da madeira, utilizamos a distribuição gamma e função de ligação log e para a composição utilizamos distribuição gaussiana e função de ligação identity. Os valores marginais de R^2 são dos modelos ajustados considerando apenas os efeitos fixos e os valores condicionais de R^2 correspondem ao modelo completo (incluindo o efeito aleatório). A contribuição relativa dos preditores é dada pelos coeficientes do modelo (β). Quando houve evidência de interação entre preditores, apenas a probabilidade da interação foi informada. Os coeficientes betas padronizados em negrito têm $p < 0.05$.

Variáveis dependentes	Preditor	Contribuição relativa (β)	Valor de p	R^2 marg	R^2 cond
Índice alfa de Fisher	Intercepto	4.49	-		
	Modelo sem interação				
	Estrato vertical	-0.07	0.0246	0.09	0.29
	HAND	0.14	0.0163		
	Intercepto	4.64	-		
	Modelo com interação				
	Estrato vertical	-0.02	0.0253	0.09	0.29
	HAND	0.18	0.0338		

		Estrato *	-0.007	0.5069		
		HAND				
Eixo 1 – PCoA (abundância relativa)	Modelo sem interação	Intercepto	< -0.001	-		
		Estrato	-0.01	0.0518	0.09	0.30
		vertical				
		HAND	0.03	0.0096		
	Modelo com interação	Intercepto	< -0.001	-		
		Estrato	-0.01	0.0516		
		vertical				
		HAND	0.03	0.0096	0.09	0.3
		Estrato *	0.004	0.4911		
		HAND				
Eixo 1 – PCoA (presença e ausência)	Modelo sem interação	Intercepto	< 0.001	-		
		Estrato	0.09	< 0.001	0.62	0.77
		vertical				
		HAND	0.01	0.102		
	Modelo com interação	Intercepto	< -0.001	-		
		Estrato	0.09	< 0.001		
		vertical				
		HAND	0.01	0.102	0.64	0.79
		Estrato *	0.01	< 0.001		
		HAND				
Densidade da madeira	Modelo com interação	Intercepto	-0.37	-		
		Estrato	0.01	< -0.001		
		vertical				
		HAND	0.01	< -0.001	0.34	0.59
		Estrato *	0.004	0.0222		
		HAND				

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Demonstramos que as métricas derivadas de lidar que representam a estrutura da floresta preveem a diversidade de espécies locais e as mudanças na composição de diferentes grupos biológicos no espaço. As métricas estruturais que explicam essas relações variaram para cada grupo focal, com métricas individuais geralmente mais confiáveis devido ao maior poder explicativo do que as combinadas em eixos multivariados. As métricas estruturais podem servir como indicadores de determinadas composições de grupos biológicos, especialmente árvores e palmeiras. Também demonstramos que a profundidade do lençol freático modula as relações entre os estratos verticais da floresta e os atributos ecológicos e funcionais das espécies arbóreas. Observamos mudanças na composição de espécies com base na presença e ausência entre estratos verticais, mais pronunciadas em áreas com maior profundidade do lençol freático, refletindo a interação entre gradientes de luz e disponibilidade hídrica. Além disso, a densidade da madeira aumenta nos estratos superiores, especialmente em locais com lençol freático mais profundo, devido à necessidade de suporte mecânico e resistência ao estresse hídrico.

Nossos resultados destacam o potencial do lidar para estimar a diversidade de espécies e as mudanças na composição localmente, mesmo em florestas altamente diversificadas. Isso é útil quando as estratégias de conservação exigem informações detalhadas sobre a comunidade biológica, mas a amostragem enfrenta desafios logísticos, de tempo e complexos. Também destacamos a importância de considerar traços funcionais na avaliação da relação entre gradientes verticais associados à estrutura da floresta e comunidades biológicas, que pode ser modulada por gradientes ambientais no espaço horizontal. Esses achados têm implicações para a conservação da biodiversidade, manejo florestal e armazenamento de carbono.