

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**A ESTRUTURA DA FLORESTA DE VÁRZEA DO BAIXO PURUS E SUA
RELAÇÃO COM A DURAÇÃO DA INUNDAÇÃO**

BRUNO GARCIA LUIZE

Manaus, Amazonas
Julho, 2010

BRUNO GARCIA LUIZE

**A ESTRUTURA DA FLORESTA DE VÁRZEA DO BAIXO PURUS E SUA
RELAÇÃO COM A DURAÇÃO DA INUNDAÇÃO**

DR. EDUARDO MARTINS VENTICINQUE

Dissertação apresentada ao
Instituto Nacional de Pesquisas da
Amazônia como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre
em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas
Julho, 2010

Avaliação do projeto de mestrado		
Revisor	Avaliação	Data
Dr. Bruce Walker Nelson INPA/CPEC	Aprovado	
Dr. Leandro Ferreira MPEG	Aprovado	
Dra. Maria Teresa Fernández Piedade INPA/CPBO	Aprovado com correções	31 outubro 2008

Avaliação do aula de qualificação		
Revisor	Avaliação	Data
Dr. Bruce Walker Nelson INPA/CPEC	Aprovado	fevereiro 2009
Dr. Henrique Nascimento – INPA/CFT	Aprovado	fevereiro 2009
Dr. José Luis Campana Camargo – INPA/PDBFF	Aprovado	fevereiro 2009

Avaliação da banca examinadora do trabalho escrito		
Revisor	Avaliação	Data
Dra. Ana Luisa Kerty Mangabeira Albernaz MPEG	Aprovado	19 maio 2010
Dr. Ary Teixeira Oliveira Filho UFMG	Aprovado com correções	22 maio 2010
Dra. Pia Parolin	Aprovado	19 maio 2010

Avaliação da defesa oral pública		
Revisor	Avaliação	Data
Dr. Alberto Vicentini INPA/CPBO	Aprovado	29 junho 2010
Dr. Jochen Schongart INPA/MaxPlank	Aprovado	29 junho 2010
Dra. Veridiana Vizoni Scudeller UFAM	Aprovado	29 junho 2010

Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **A estrutura da floresta de várzea do baixo Purus e sua relação com a duração da inundação**

Aluno: **BRUNO GARCIA LUIZE**

Orientador: **Eduardo Martins Venticinqu**

Co-orientador: -----

Avaliador: **Ana Luisa Kerti Mangabeira Albernaz**

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	()	(x)	()	()
Revisão bibliográfica	()	(x)	()	()
Desenho amostral/experimental	(x)	()	()	()
Metodologia	(x)	()	()	()
Resultados	(x)	()	()	()
Discussão e conclusões	()	()	(x)	()
Formatação e estilo texto	()	(x)	()	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	()	()	(x)	()

PARECER FINAL

Aprovada

Aprovada com correções (indica que as modificações mesmo extensas podem ser incluídas a juízo do orientador)

Necessita revisão (indica que há necessidade de uma reformulação do trabalho e que o revisor quer avaliar a nova versão do trabalho antes de emitir uma decisão final)

Reprovada (indica que o trabalho não tem o nível de qualidade adequado para uma tese)

Belém
Local

, 19 de maio de 2010
Data

Ana Luisa Kerti Albernaz
Assinatura

Avaliação de dissertação de mestrado

Título: A estrutura da floresta de várzea do baixo Purus e sua relação com a duração da inundação

Aluno: BRUNO GARCIA LUIZE

Orientador: Eduardo Martins Venticinqu

Co-orientador: -----

Avaliador: Ary Teixeira Oliveira Filho

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	(X)	()	()	()
Revisão bibliográfica	(X)	()	()	()
Desenho amostral/experimental	(X)	()	()	()
Metodologia	()	(X)	()	()
Resultados	(X)	()	()	()
Discussão e conclusões	(X)	()	()	()
Formatação e estilo texto	()	()	(X)	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	(X)	()	()	()

PARECER FINAL

() **Aprovada**

(X) **Aprovada com correções** (indica que as modificações mesmo extensas podem ser incluídas a juízo do orientador)

() **Necessita revisão** (indica que há necessidade de uma reformulação do trabalho e que o revisor quer avaliar a nova versão do trabalho antes de emitir uma decisão final)

() **Reprovada** (indica que o trabalho não tem o nível de qualidade adequado para uma tese)

Belo Horizonte, 22 de maio de 2010,
Local Data


Assinatura

Trata-se de um trabalho de grande relevância científica e para a conservação. O autor fez uso de um desenho de amostragem excelente e de análises de ponta, além de se mostrar inteirado sobre os modelos teóricos sobre a estruturação de comunidades arbóreas tropicais. Parabéns a aluno e orientador. Fiz correções de forma ao longo de todo o texto, pois há muitos erros ortográficos, de pontuação e concordância, em português e inglês, mas que não comprometem a excelência do trabalho. Apenas exigem correções. Tenho dúvidas sobre a compatibilidade entre abordagens paramétricas e não paramétricas combinadas nas correlações (veja página 15). Sugiro consultar um (bom) estatístico antes de submeter, mas, caso haja mesmo restrições, não alterar para a defesa final.

Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **A estrutura da floresta de várzea do baixo Purus e sua relação com a duração da inundação**

Aluno: **BRUNO GARCIA LUIZE**

Orientador: **Eduardo Martins Venticinque** Co-orientador: -----

Avaliador: Pia Parolin

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	(x)	()	()	()
Revisão bibliográfica	(x)	()	()	()
Desenho amostral/experimental	(x)	()	()	()
Metodologia	(x)	()	()	()
Resultados	(x)	()	()	()
Discussão e conclusões	(x)	()	()	()
Formatação e estilo texto	()	(x)	()	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	()	(x)	()	()

PARECER FINAL

Aprovada

Aprovada com correções (indica que as modificações mesmo extensas podem ser incluídas a juízo do orientador)

Necessita revisão (indica que há necessidade de uma reformulação do trabalho e que o revisor quer avaliar a nova versão do trabalho antes de emitir uma decisão final)

Reprovada (indica que o trabalho não tem o nível de qualidade adequado para uma tese)



_____ **Hamburgo** _____ **19.5.2010**
Local Data

Assinatura

Comentários e sugestões

Acho que a tese é interessante, ela trata de um tema "up to date" com uma base de dados muito boa, está bem escrita e bem analisada. O contexto de discussão é bom. Acho que deveria juntar o aspecto de plantas generalistas vs. especialistas, sendo as generalistas distribuídas em amplos espaços. Cuidado com a ortografia: tem muitos erros no abstract inglês e na maneira de escrever os nomes de autores e os nomes botânicos latinos de plantas. Coloquei algumas correções no texto.

Ficha Catalográfica

L953 Luize, Bruno Garcia
A estrutura da floresta de várzea do baixo Purus e sua relação com a duração da inundação / Bruno Garcia Luize. -- Manaus : [s.n.], 2010. x, 56 f. : il.

Dissertação (mestrado em Biologia)--INPA, Manaus, 2010.

Orientador: Dr. Eduardo Martins Venticinque

Área de concentração: Ecologia

1.Ecologia florestal - Amazonas 2.Florestas de várzea 3.Influências florestais 4.Dinâmica florestal I.Título

CDD 19^a ed. 581.5

Sinopse:

Estudei a diversidade da comunidade de árvores nas florestas inundáveis do baixo Purus, RDS Piagaçu Purus. Avaliei o gradiente de inundação e a distância como fatores influenciando na estruturação da comunidade.

Palavras Chave: Gradiente ambiental complexo; Filtros ambientais; limitação a dispersão; Florestas aluviais; Várzea Amazonica.

Dedicatória

A Mãe, Amar

Dedico à esta forte mulher que hoje é anjo ao meu lado

Tua energia e amor a mim são como Gaia a grande mãe da vida

À toda a família; este trabalho é para vocês: Denyze, Marcilio, Mariana e Ana Paula e

Emanuel

Agradecimentos

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e a Coordenação de Pós Graduação em Ecologia. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pela bolsa de estudos concedida. Ao Instituto Max Planck pela ajuda no financiamento do projeto. A Idea Wild pela doação de equipamentos para a realização dos trabalhos no mato. Ao Centro de Unidades de Conservação- Ceuc da Secretaria de Desenvolvimento Sustentável do Amazonas - SDS, pela licença concedida para realizar as atividades na RDS-Piagaçu-Purus. Ao herbário INPA e a toda a sua equipe é ótimo poder contar com a colaboração desta bonita coleção. Sem toda esta estrutura seria muito difícil ter avançado em meus estudos.

Agradeço ao meu orientador, Dr. Eduardo Martins Venticinque, homem simples e apaixonado por seu trabalho. Tua orientação e amizade me motivam e só fazem aumentar a admiração que tenho por você. Desejo a você e a Marina muita felicidade com esse meninão que chegou. Dado, aprender a seu lado é uma oportunidade única, é demais ser aluno deste grande professor.

Por falar em professores, sou um cara de sorte por poder estudar e aprender com os meus professores de graduação em Rio Claro e agora com os professores da pós graduação em Manaus. Foram anos intensos e de muitas descobertas e que me fazem compreender pelo menos um tiquinho da grandeza desta Terra. Agradeço aos revisores do projeto de mestrado e aos avaliadores de minha aula de qualificação os doutores e doutoras: Maria Tereza F. Piedade; Bruce W. Nelson; Leandro Ferreira; José Luis C. Camargo; Henrique Nascimento; Ana Luisa K. M. Albernaz; Ary Teixeira de Oliveira Filho; Pia Parolin; Alberto Vicentini; Jochen Schongart; Veridiana V. Scudeller. Vocês me trouxeram crescimento com críticas e sugestões de extremo valor. Agradeço também aos grandes amigos que me ajudaram em discussões

e nas revisões textuais e principalmente na minha maneira de olhar e apresentar os conceitos e hipóteses. Em ecologia a interação impera.

À equipe do Instituto Piagaçu Purus (IPI) que acreditam no projeto maior que é a RDS no grande coração do Purus. Agradeço toda a ajuda que tive de vocês e sei que fizeram das tripas corações para me ajudar na realização do trabalho. Agradeço ao Paulo, ao Renato e ao Zede pelos toques, a vida sempre ensina mais que os livros. Agradeço imensamente aos moradores do beiradão do Purus, quem sabe um dia consigam um apelido pra mim. Eu espero conseguir retribuir à altura a confiança que vocês depositam no trabalho que está sendo feito. Agradeço especialmente ao Sr. Isaac, Sr. Mário, Sr. Preto, Geovani, Zé Chico, Ezequias, Ducha, Sr. Lazaro; Sr. Manuel; Sr. Dico sem o conhecimento de vocês não saberia por onde começar nessa várzea imensa. Obrigado por abrirem as portas de suas casas e me ensinarem um pouco da realidade que vocês experiênciam.

Agradeço toda a ajuda que tive na identificação botânica das plantas. Ao Sr. José Ramos, Sr. José Lima o Sr. Sebastião Silvino (Sabá) e ao Sr. Issac, dia desses quero conhecer metade do que conhecem das plantas da Amazônia. Agradeço também a Ana Andrade e ao Eduardo Prata que diminuíram demais minhas aflições em uma demonstração de amizade e paciência, sem contar o amor pela botânica. Aproveito para agradecer ao PDBFF como um todo. A primeira vez agente nunca esquece.

Agradeço a dívida de uma vida que adquiri ao chegar em Manaus. Muito obrigado a Mariana Mesquita Rabello e ao Marcelo Gordo por confiarem sua casa a mim. Desejo muita harmonia em suas vidas e serei eternamente grato pela vida ter cruzado nossos caminhos. Por falar em amizade, tenho muitas pessoas que fazem parte de minha vida e me ajudaram demais em todos os momentos sejam eles acadêmicos ou não. A Manô ótima amiga pra trocar as pilhas e trazer ânimo. Ao André Antunes (Pardal) a Ana e

ao João, linda a família que vocês formam. Ao Fábio Rohe, cara de coração grande e que pode machucar muito as pessoas que lhe querem bem, mas sofre por saber que no fundo não é assim. Aos amigos do laboratório, Brasa, Maíra, Rosinha, Gabriela e Carine, trabalhar ao lado de vocês faz tudo ficar mais simples. Aos moradores do Quilombo, minha primeira família ao sair de casa. Carlão e Carla, Jerônimo e Aninha, Leonardo e Gabito, Mauricio, Tiago. Sempre lembrarei de um dos melhores períodos de minha vida em que estive muito próximo de vocês. Muitos amigos ficarão de fora deste agradecimento, saibam que gostaria de citar o nome de todos, mas estarão em minhas orações ao anoitecer.

Agradeço a Manaus cidade de sentimentos intensos. Concordo que esta energia que sentimos aqui seja proveniente das águas e da floresta que nos rodeia e é maravilhoso poder fazer parte disso. Agradeço àquelas pessoas que a vida e a vinda a Manaus me apresentou. Agradeço ao Amor e carinho que encontrei aqui. Tudo que passei nos últimos dois anos de minha vida me fortalece e possibilita que eu seja uma pessoa mais feliz. Espero logo estar comemorando mais uma vez com vocês.

Resumo

Nas planícies de inundação dos grandes rios da região Amazônica ocorrem florestas aluviais, ricas em espécies de árvores tolerantes a períodos de alagamento de até oito meses a cada ano. Utilizando dados de inventários botânicos com árvores ≥ 10 cm DAP, em 16 parcelas de 0,315 ha, descrevemos o padrão de distribuição da diversidade α de árvores em relação ao gradiente ambiental de profundidade de inundação. Também avaliamos a influência do ambiente e do espaço geográfico na variação da composição de espécies entre locais das florestas aluviais na paisagem de várzea do baixo rio Purus, Amazonas. Amostramos 2 951 árvores de 304 espécies e obtivemos como diversidade α de Fisher um valor de 85.05. A diversidade de árvores é relacionada inversamente com o aumento da profundidade de inundação. A dominância em cada parcela aumenta diretamente com a profundidade de inundação. A dissimilaridade florística é alta e mais da metade da variação na composição florística é explicada pela variação na profundidade de inundação e na distância geográfica entre os pares de parcelas. A maioria das espécies comuns não esteve associada a um habitat específico na várzea. Ao longo do gradiente de profundidade de inundação, além de ocorrer redução no número de espécies também ocorre a substituição das espécies que participam da comunidade. O estudo do padrão de distribuição da diversidade ao longo de gradientes de inundação é necessário para o conhecimento da estruturação e para manutenção das espécies em florestas alagáveis na Amazônia.

Abstract

Forests occurring along the floodplains of the major rivers in the Amazon region harbour a diverse tree community. Tree species in these forests cope with a yearly seasonal flooding which can last up to eight months. It is therefore expected that environmental conditions limit specie occurrences. We describe the distribution pattern of α diversity of trees in relation to the environmental gradient of inundation. We also evaluated the influence of environment and space in the species composition among sites in the forest landscape of alluvial floodplain of the lower Purus river, Amazonas, Brazil. Using data from botanical inventories of trees ≥ 10 cm DBH, 16 plots of 0.315 ha, we sampled 2 951 trees in 304 species and obtained a Fisher diversity (α) of 85.05. The diversity of trees is inversely related to flood depth. The dominance of each plot directly increases with flood depth. The floristic dissimilarity is high and variation in flood depth and geographic distance between pairs of plots explain more than half of the variation in floristic composition. The most common species were not associated with a specific habitat in the floodplain. Along the gradient of inundation the tree community shows a decreasing number of species together with species replacement. The study of the distribution pattern of diversity along gradients of flooding is necessary for understanding the structure and maintenance of flooded forests in Amazonia.

Sumário

Resumo	xi
Abstract	xii
Introdução Geral	2
Objetivo	4
Manuscrito redigido segundo as normas da revista Ecography.....	6
Metodologia	11
Área de estudo.....	11
Amostragem da vegetação	12
Dados ambientais	13
Análises de dados	13
Resultados	17
• Padrão geral.....	17
• Diversidade alfa e gradiente ambiental.....	19
• Influência do ambiente e do espaço geográfico na diversidade de árvores	20
• Espécies indicadoras	21
Discussão	22
Referências	29
Figuras e Tabelas	36
Conclusão Geral:	46
Referencias bibliográficas:	46
ANEXO I.....	48
Considerações e sugestões dos revisores do trabalho de conclusão... 	48

Introdução Geral

Florestas tropicais abrigam alta diversidade de espécies de árvores por unidade de área. Nestas regiões, a diversidade de espécies varia, parcialmente, em função dos limites de dispersão (Hubbel 2001), filtros ambientais (Ferrier et al. 2007; Tuomisto and Roukolainen 2006) e filtros de interação (e.g., competição, predação, mutualismo) (Wright 2002). De maneira simplificada, pode-se dizer que se as espécies pudessem ocorrer em todos os locais, ou seja, se os limites de dispersão, filtros ambientais e filtro de interação tivessem pouca influência na diversidade, então diferentes locais exibiriam uma mesma composição. Estes locais teriam então o mesmo peso na manutenção da biodiversidade (Legendre et al. 2005).

No entanto, as espécies de árvores das florestas tropicais não se distribuem de maneira homogênea pela paisagem e a composição de espécies de cada comunidade é afetada pela combinação de vários processos ecológicos (Duijvenvoorden et al. 2002).

As florestas tropicais da Amazônia podem ser classificadas como florestas não alagáveis (florestas de terra-firme), que ocorrem em terrenos relativamente mais elevados e florestas alagáveis (florestas aluviais) que ocorrem nas planícies de inundação às margens dos grandes rios (Pires and Prance 1985; Terborgh and Andresen 1998). As florestas aluviais estão sujeitas a alagamentos sazonais ocasionados por um pulso de inundação devido ao transbordamento marginal dos grandes rios da Amazônia (Junk 1989). As árvores que ocupam estas florestas têm adaptações fisiológicas, morfológicas e ecológicas para sobreviver às condições ambientais variáveis destes ambientes (Parolin et al. 2004). Algumas espécies de árvores suportam enchentes superiores a 9 m de profundidade e períodos de

submersão que chegam a oito meses por ano. Tais condições podem facilmente causar o apodrecimento de raízes e a diminuição do crescimento das espécies lenhosas não adaptadas (Ferreira et al. 2007). Porém, as limitações ambientais ocasionadas pelas enchentes anuais não são as únicas limitações impostas às espécies arbóreas nas planícies aluviais. Nos terrenos sedimentares recém expostos para a colonização pelas plantas, a alta incidência de radiação solar e a competição com gramíneas de rápido crescimento são intensos (Wittmann and Junk 2003). Outra importante limitação ambiental nas florestas aluviais é a ocorrência de períodos de estiagem coincidentes com a fase que a floresta não está alagada e que pode causar estresse hídrico nas plântulas e juvenis de espécies pouco adaptadas à falta de água (Parolin et al. 2010). Estes fatores são determinantes no processo de regeneração dessas áreas.

As florestas aluviais que ocorrem nas margens dos grandes rios de águas barrentas originados nos Andes são conhecidas como florestas de várzea (Prance 1979). As florestas de várzea estão nos terrenos mais recentes da bacia Amazônica e os rios que passam por estas planícies carregam grande quantidade de sedimentos provenientes do processo de erosão de seus leitos. O pulso de inundação anual, ao qual as florestas de várzea estão sujeitas, confere a estas áreas uma alta fertilidade do solo através da deposição dos sedimentos da erosão dos Andes que são carregados pelos rios até as planícies aluviais.

As enchentes anuais e as mudanças do leito do rio ocasionam erosões nas planícies de inundação e conferem caráter dinâmico às formações vegetais nas várzeas (Salo et al. 1986; Kalliola et al. 1991). Assim, é possível encontrar manchas de floresta de várzea em diferentes estádios sucessionais (Foster 1990; Worbes et al. 1992; Wittmann et al. 2004). Diferenças de sedimentação na planície de inundação propiciam a formação de

pequenas variações topográficas que, associadas à amplitude do pulso de inundação, causam heterogeneidade ambiental (Albernaz et al. 2007).

A diversidade e a composição de espécies de árvores em um determinado local da floresta aluvial é influenciada pelo pulso de inundação. Em geral, locais que permanecem inundados por mais tempo e aqueles com maior profundidade de inundação são os locais que uma menor quantidade de espécies consegue ocupar (Ferreira 1997; Wittmann et al. 2002). A ocorrência de gradientes ambientais e sua influência na diversidade de espécies é bastante estudada seja em escala local e de paisagem (e.g. gradiente altitudinal), como em escala continental e global (e.g. gradiente latitudinal) (ver Lomolino et al. 2006).

A descrição do padrão de variação da diversidade em comunidades ao longo de gradientes levou a formulação de diferentes hipóteses a respeito dos processos que explicam a variação na diversidade das espécies entre locais (eg. produtividade, limitações ambientais, diferenciação de nicho) (ver Lomolino et al. 2004). O padrão de distribuição da diversidade de árvores ao longo de gradientes ambientais, ocasionado por variações na duração do período e na profundidade de inundação já foi explorado nas florestas aluviais da Amazônia, tanto para as florestas de várzeas (Ayres 1993; Wittmann et al. 2002) quanto para as florestas de igapó (Ferreira and Strohlgren 1999; Ferreira 2000). No entanto, apenas o estudo de Wittmann e colaboradores (2006) avaliou a influência dos limites de dispersão na estrutura das comunidades de árvores nas florestas de várzea da Amazônia, indicando um efeito espacial na escala da bacia amazônica.

Objetivo

Neste estudo analisamos o padrão de variação na diversidade local de árvores ao longo do gradiente de inundação na paisagem de floresta de várzea do baixo rio

Purus. A similaridade florística foi relacionada com a diferença de profundidade de inundação e com a distância geográfica entre localidades determinando a contribuição relativa do gradiente ambiental (i.e., profundidade de inundação; duração do período de inundação) e dos limites de dispersão (i.e., distância geográfica) na variação da diversidade e da composição de espécies arbóreas. Descrevemos o padrão de distribuição das espécies ao longo do gradiente de inundação e avaliamos a possibilidade de espécies dominantes distribuindo-se por toda a paisagem independentemente da condição ambiental. As seguintes questões foram abordadas: 1) Qual a relação entre o gradiente ambiental de profundidade da inundação e a diversidade alfa de árvores?; 2) Qual o papel do espaço ambiental e do espaço geográfico na estruturação da variação da diversidade alfa e da dissimilaridade florística?; 3) Existe preferência das espécies comuns a determinadas posições ao longo do gradiente ambiental de inundação?

1 Manuscrito redigido segundo as normas da revista Ecography
2 **A DIVERSIDADE DE ÁRVORES NAS FLORESTAS ALAGÁVEIS DO**
3 **BAIXO PURUS: PADRÕES E PROCESSOS ECOLÓGICOS.**

4 **Bruno Garcia Luize**

5 **Adress: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA CPEC; Av. André**

6 **Araújo, 2936, Aleixo, CEP 69060-001, Manaus - AM**

7 **brunoluize@hotmail.com**

8 **Eduardo Martins Venticinque**

9 **eventicinque@wcs.org**

10 **Abstract**

11 In the floodplains of major rivers in the Amazon region occur alluvial forests
12 rich in tree species tolerant to flooding periods of up to eight months each year.
13 Using data from botanical inventories of trees ≥ 10 cm DBH, 16 plots of 0.315
14 ha, we describe the distribution pattern of α diversity of trees in relation to
15 the environmental gradient of inundation. We also evaluated the influence of
16 environment and space in the species composition among sites in the forest
17 landscape of the alluvial floodplain of the lower Purus river, Amazonas, Brazil.
18 We sampled 2 951 trees in 304 species and obtained a Fisher diversity (α) of
19 85.05. The diversity of trees is inversely related to increase in flood depth. The
20 dominance of each plot directly increases with flood depth. The floristic
21 dissimilarity is high and variation in flood depth and geographic distance
22 between pairs of plots explains more than half of the variation in composition.
23 The most common species was not associated with a specific habitat in the
24 floodplain. Along the gradient of inundation the tree community shows a
25 decreasing number of species together with species replacement. The study of
26 the distribution pattern of diversity along gradients of flooding is necessary for
27 understanding the structure and maintenance of the flooded forests in
28 Amazonia.

29 **Keywords: Complex gradient; Environmental filtering; Dispersal limitation;**
30 **Floodplain forest; Amazon.**

31 A bacia hidrográfica do rio Amazonas ocupa mais de 6,8 milhões de km², drenando o
32 equivalente a 25% da superfície terrestre da América do Sul (Goulding et al. 2003). A
33 sazonalidade nos regimes de chuvas associada a baixas declividades causa,
34 anualmente, enchentes que transformam o ambiente terrestre às margens dos grandes
35 rios amazônicos em ambiente aquático (Junk et al. 1989). Nestas planícies e terraços
36 inundáveis ocorrem florestas tropicais aluviais (florestas de várzea e de igapó, *sensu*
37 Prance 1979), onde as árvores permanecem sob a água por até oito meses por ano e
38 toleram enchentes de até 9 m de profundidade. As plantas que se estabelecem nestes
39 ambientes possuem adaptações para a vida aquático-terrestre, em função da
40 ocorrência regular e previsível do pulso de inundação. (Junk 1989; Junk 1997; Parolin
41 et al. 2004). O pulso de inundação fundamenta um gradiente ambiental complexo de
42 duração e profundidade de alagamento com conseqüências na estrutura das
43 comunidades biológicas e determinante da diversidade local de árvores (Ayres 1993;
44 Ferreira and Strohlgren 1999; Wittmann et al. 2002) ou regional (Wittmann et al.
45 2006).

46 Florestas sazonalmente inundadas abrangem aproximadamente 144,000 km² na região
47 da Amazônia Central (Hess et al. 2003). Os processos geomorfológicos de erosão,
48 sedimentação e o pulso anual de inundação conferem um caráter dinâmico às
49 planícies de inundação dos rios de água branca (várzea) influenciando a existência de
50 comunidades vegetais em diferentes estádios sucessionais (Salo et al. 1986; Foster
51 1990; Worbes et al. 1992; Wittmann et al. 2004). Os terrenos de várzea são formados
52 por sedimentos ricos em nutrientes, erodidos dos Andes e carreados por rios de água
53 branca desde o período Quaternário até os tempos atuais (Irion et al. 1997).

54 As florestas de várzea da Amazônia comportam o maior conjunto de espécies
55 arbóreas tolerantes à inundação entre as florestas inundáveis do mundo (Wittmann et

56 al. 2006), abrigando grande diversidade de adaptações por parte das espécies arbóreas
57 propiciando a tolerância a inundação.

58 O processo pelo qual é criada e mantida a estrutura das comunidades e a maneira que
59 a composição de espécies varia entre habitats é fundamental para compreendermos o
60 funcionamento de ecossistemas para a conservação da biodiversidade e para a
61 alocação eficiente de recursos econômicos no manejo do território (Ferrier 2002;
62 Legendre et al. 2005). Os fatores ambientais que influenciam na estruturação das
63 comunidades de árvores nas florestas tropicais têm sido amplamente discutidos na
64 literatura e evidenciam a complexidade destas comunidades. Muitas vezes nem
65 mesmo a combinação de diferentes variáveis consegue explicar muito a respeito da
66 estruturação da diversidade nessas comunidades (eg. Duivenvoorden et al. 2002). A
67 dificuldade em compreender os fatores que determinam a estruturação da comunidade
68 arbórea nas florestas tropicais está, em parte, relacionada ao fato da maioria das
69 espécies de árvores ocorrerem em baixas densidades em um ecossistema com elevada
70 heterogeneidade ambiental (Pitman et al. 2001).

71 Segundo Tuomisto e Ruokolainen (2006), três hipóteses ecológicas a respeito da
72 estruturação das comunidades têm especial relevância para as comunidades florestais.
73 A primeira implica que a composição de espécies entre localidades flutua de modo
74 aleatório e não relacionado a fatores ambientais, ou seja, as mesmas espécies
75 apresentam abundâncias relativas semelhantes em locais geograficamente mais
76 próximos devido à limitação de dispersão das espécies (Hubbell 2001). A segunda,
77 nomeada hipótese de oligarquia, implica em uniformidade de composição florística
78 entre localidades e na dominância de grupos oligárquicos de espécies ao longo da
79 paisagem (Pitman et al. 2001). Já a terceira hipótese considera que a distribuição de
80 espécies está relacionada às condições ambientais. Assim, esta terceira hipótese
81 assume que locais com condições ambientais semelhantes apresentam maior

82 similaridade florística que locais que diferem em suas condições ambientais. Esta
83 terceira hipótese considera que a abundância relativa das espécies é resposta a quão
84 adequados são os habitats para a sua ocupação, subtraído das relações competitivas
85 entre as espécies (Gentry 1988, Tuomisto et al. 1995).

86 Estas hipóteses, consideradas separadamente, parecem não explicar a variação da
87 estrutura das comunidades arbóreas das florestas de várzea ao longo de gradientes
88 ambientais e geográficos. Para estas florestas é esperada uma alta dominância de
89 espécies em comparação às florestas de terra-firme, já que um número menor de
90 espécies está adaptada as condições destes ambientes (Pires and Prance 1985). É
91 esperado ainda que a variação da diversidade e da composição florística ao longo da
92 paisagem esteja fortemente relacionada ao gradiente de duração e profundidade da
93 inundação ao longo do ano (Ayres 1993; Ferreira and Stohlgren 1999; Wittmann et al.
94 2002), selecionando espécies tolerantes às inundações consecutivas. Por outro lado,
95 comparações indicam alta heterogeneidade florística entre manchas de florestas de
96 várzea (Terborgh and Andresen 1998), o que pode descaracterizar a hipótese de
97 espécies oligárquicas dominando extensas áreas de floresta. No entanto, para as
98 florestas de várzea as hipóteses ecológicas acima apresentadas não foram testadas até
99 o momento. A grande maioria dos estudos formaliza predições a respeito da
100 diversidade em relação ao determinismo ambiental (Ferreira and Stohlgren 1999;
101 Wittmann et al. 2002) e apenas o estudo de Wittmann e colaboradores (2006) avalia o
102 efeito da distância geográfica na composição florística entre florestas de várzea na
103 bacia amazônica.

104 Neste estudo, analisamos em escala local e de paisagem a estruturação das
105 comunidades arbóreas de floresta de várzea na região do baixo rio Purus.
106 Consideramos para isto as três hipóteses ecológicas apresentadas anteriormente
107 Assim, exploramos as seguintes perguntas: 1) Qual a relação entre o gradiente

108 ambiental de profundidade da inundação e a diversidade alfa de árvores?; 2) Qual o
109 papel do espaço ambiental e do espaço geográfico na estruturação da variação da
110 diversidade alfa e da dissimilaridade florística?; 3) Existe preferência das espécies
111 comuns a determinadas posições ao longo do gradiente ambiental de inundação?

112 Metodologia

113 **Área de estudo**

114 A paisagem que estudamos está localizada na região do baixo rio Purus, Amazônia
115 Central Brasileira (Figura 1). O estudo foi conduzido nas florestas aluviais dentro dos
116 limites da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Piagaçu-Purus RDS-PP, uma
117 unidade de conservação do grupo de uso sustentável (de Deus et al. 2003). O rio
118 Purus é um rio de águas brancas que representa 5% (375 000km²) da área da bacia do
119 rio Amazonas e possui aproximadamente 21 000km² de planícies de inundação em
120 suas margens, constituindo a maior área de planície inundada dentre os afluentes do
121 rio Amazonas (Goulding et al. 2003). A amplitude de cheia do rio Purus varia
122 anualmente em torno de 10 m na cidade de Beruri, Amazonas, Brasil (fonte:
123 Hidroweb, ANA). O período de cheia ocorre entre dezembro e fevereiro, sendo o pico
124 de inundação entre os meses de maio e julho. Passado período do pico da cheia o
125 nível da água do rio começa a baixar atingindo os níveis mais baixos nos meses de
126 outubro e novembro (Haugaasen and Peres 2006). A precipitação total anual na região
127 do baixo rio Purus está em torno de 2.000 mm e a temperatura média em torno de 24
128 °C . Estudos recentes sugerem que a região do baixo rio Purus (aproximadamente 62°,
129 63° long.) apresenta alta riqueza de espécies arbóreas, tanto para as florestas
130 inundáveis como para as florestas de terra-firme (Albernaz et al. 2007; Hopkins
131 2007). No entanto, poucos trabalhos amostraram as florestas desta região (Haugassen
132 and Peres 2006; Albernaz et al. 2007).

133 **Amostragem da vegetação**

134 Entre agosto e dezembro de 2009 inventariamos a vegetação arbórea em 16 parcelas
135 de 3 125 m² (0.3125 ha), totalizando uma área de 5 ha. As parcelas tiveram formato
136 retangular com dimensões de 125x25m e foram orientadas de forma que seu maior
137 eixo comportasse a menor variação de relevo e garantisse homogeneidade das
138 unidades amostrais. A localização das parcelas seguiu dois critérios: 1) dispersão
139 espacial das amostras; 2) abrangência do gradiente ambiental. Para garantir a
140 dispersão espacial das parcelas adotamos a distância mínima 1 km entre parcelas. Para
141 garantir a abrangência do gradiente ambiental cada parcela deveria apresentar
142 profundidades de inundação diferentes, afim de abranger todo o gradiente de
143 inundação na paisagem estudada.

144 Em cada parcela foram marcados e numerados com placas de alumínio todos os
145 indivíduos arbóreos com DAP \geq 10 cm (diâmetro à altura do peito a 1.30 m). Para
146 todas as árvores medimos o DAP e identificamos até o nível de espécies, quando
147 possível. A identificação das espécies foi realizada em duas etapas, primeiramente em
148 campo, em que com a ajuda de um morador da região as plantas foram agrupadas pelo
149 nome vulgar da espécie, formando uma primeira listagem de morfotipos. Os nomes
150 desta primeira lista foram validados com a verificação em campo e com auxílio de
151 listas de espécies para áreas de várzea. Os morfotipos que representavam
152 inequivocadamente apenas uma espécie foram validados (cerca de 64% dos
153 indivíduos). Posteriormente, as parcelas foram revisitadas e todos os indivíduos (cerca
154 de 30 a 40% dos indivíduos marcados) que não tiveram o nome validado
155 anteriormente, foram identificados até espécie, quando possível, com auxílio de um
156 técnico parobotânico. Nessa fase do trabalho foram coletadas amostras botânicas
157 daqueles indivíduos que pertencem a famílias ou gêneros que têm características

158 muito semelhantes e necessitavam de uma avaliação mais detalhada para a
159 morfotipação (ex. Annonaceae; Lauraceae; *Licania* e *Inga*). Para os indivíduos que
160 apresentavam estruturas férteis foram coletadas amostras com duplicatas que
161 posteriormente foram depositadas no herbário INPA. Do total de indivíduos
162 amostrados 73% foram identificados no nível de espécie, 25% foram morfotipados no
163 nível de gênero e apenas 1% dos indivíduos foi morfotipado no nível de família.

164 **Dados ambientais**

165 Cada vértice das sub-parcelas foi georeferenciado com o auxílio de um aparelho GPS
166 Garmin[®] 60CSx (Datum WGS 84; graus decimais) formando um Sistema de
167 Informação Geográfica (SIG). O ponto central de cada parcela foi utilizado para
168 calcular a distância geográfica linear entre os pares de parcelas (Matriz distância
169 geográfica MTdg). Em cada sub-parcela foram selecionados três indivíduos onde foi
170 realizada a medida da altura da marca de água deixada em seu tronco durante a última
171 cheia (julho-agosto de 2009). As medidas da marca de água foram tomadas com o
172 auxílio de uma trena graduada em escala mínima de 5 centímetros. Consideramos que
173 a medida da marca de água no tronco das árvores representa a profundidade máxima
174 da última estação de cheia e assumimos que quanto maior a profundidade de
175 inundação maior é o período que a floresta de várzea permanece inundada.
176 Calculamos a distância euclidiana em metros de profundidade entre as parcelas
177 inventariadas (Matriz distância ambiental MTam).

178 **Análises de dados**

179 O número total de espécies listadas em cada parcela foi utilizado como valor de
180 riqueza de espécies observada (S_{obs}). Possíveis diferenças nos valores de riqueza de
181 espécies observadas podem estar relacionadas à variação do número de indivíduos

182 amostrados (Gotelli and Colwell 2001). Assim, calculamos a riqueza numérica de
183 espécies (S_{rar}) por indivíduo acrescentado na amostra com o uso de curvas de
184 rarefação computadas no programa EstimateS (Colwell 2006). Utilizamos como base
185 de comparação S_{rar} quando o número de indivíduos atingiu 100 árvores na parcela. Os
186 dados de S_{rar} são mais adequados para testar a hipótese ecológica relativa à restrição
187 do número de espécies que ocorrem nas partes mais inundadas da floresta de várzea
188 devido à alusão que faz aos valores de abundância das espécies (Gotelli and Colwell
189 2001). Avaliamos a diversidade alfa com o coeficiente alfa de Fisher (α Fisher) de
190 cada parcela e do conjunto das parcelas como um todo. O α Fisher é um índice
191 paramétrico de diversidade o qual ajusta a distribuição de uma série logarítmica que
192 relaciona o número de espécies encontradas com determinada abundância na amostra
193 (Magurran 2004). Seus valores são relativamente pouco afetados pela variação do
194 tamanho amostral e são robustos mesmo quando os dados empíricos não conformam
195 uma distribuição de série logarítmica (Magurran 2004). Calculamos o número de
196 espécies únicas (*singletons*) de cada parcela utilizando a informação das espécies que
197 ocorreram com apenas um indivíduo em todas as 16 parcelas amostradas.
198 Consideramos os *singletons* como sendo espécies com baixa densidade de indivíduos
199 por hectare ($< 0.2 \text{ ind} \cdot \text{ha}^{-1}$ na paisagem). Estimamos a equitabilidade na amostra a
200 partir do índice de Berger-Parker (Dd) por ser um índice de dominância bastante
201 simples e intuitivo. Seu valor representa a espécie de maior dominância em cada
202 amostra e é obtido pelo cálculo da proporção da espécie mais abundante na amostra
203 em relação à abundância total daquela amostra (Berger and Parker 1970; Magurran
204 2004). Utilizamos modelos de regressão linear simples com ajuste de mínimos
205 quadrados para estimar a relação entre o gradiente ambiental e os atributos estruturais
206 das florestas de várzea.

207 Como medida de variação de composição de espécies entre as parcelas utilizamos o
208 coeficiente de similaridade florística de Bray-Curtis (C_{BC}). A matriz de
209 dissimilaridade resultante é quantitativa e considera os valores de abundância das
210 espécies na parcela com a seguinte fórmula: $C_{BC} = 2jN/(N_a+N_b)$, onde: jN = soma das
211 menores abundâncias para as espécies encontradas em ambas as parcelas; N_a =
212 número total de indivíduos na parcela a ; N_b = número total de indivíduos na parcela b .
213 O índice de dissimilaridade de Bray-Curtis é o complementar de C_{BC} ($1 - C_{BC}$) e varia
214 entre zero e um, sendo que zero indica que todas as espécies são partilhadas e um
215 indica que nenhuma espécie é partilhada entre pares de localidades. O índice de
216 similaridade de Bray – Curtis é a variação quantitativa do índice de similaridade de
217 Sorensen (Magurran 2004). Segundo Tuomisto (2010), o complemento do índice de
218 Sorensen representa a troca de espécies entre locais (*Wittaker species turnover*).
219 Sendo assim, consideramos $1 - C_{BC}$ como uma medida da magnitude de troca na
220 composição de espécies entre locais.

221 Classificamos as parcelas amostradas em dois grupos: VA – floresta de várzea alta,
222 aquelas parcelas com profundidade de inundação média < 5.0 m ($n = 7$ locais) e VB –
223 floresta de várzea baixa, todas as parcelas com profundidade de inundação média \geq
224 5.0 m ($n = 9$ locais) (Ayres 1993; Wittman et al. 2002), para classificar as parcelas
225 utilizamos valores de profundidade de inundação maiores que os sugeridos por e
226 Ayres (1993) e Wittmann et al. (2002), devido ao ano de 2009 ter apresentado as
227 maiores cotas de inundação registradas para a bacia amazônica. Calculamos matrizes
228 de dissimilaridade florística, de distancia de profundidade de inundação e de distância
229 geográfica para cada grupo de parcelas. Para verificar a relação entre a troca de
230 espécies ($1 - C_{BC}$) e a distância de profundidade (MTam) ou a distância geográfica
231 (MTdg) entre as parcelas calculamos coeficientes de correlações de Pearson
232 utilizando o procedimento de Mantel com 10 000 permutações.

233 Reduzimos a uma as dimensões da matriz de dissimilaridade florística com a técnica
234 de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). Calculamos as distâncias
235 euclidianas entre as parcelas utilizando os valores do eixo resultante da solução
236 NMDS. Posteriormente, correlacionamos estas distâncias euclidianas com a matriz
237 original de dissimilaridade florística para avaliar a quantidade de informação da troca
238 de espécies que é retida no eixo NMDS. Valores altos de correlações indicam que os
239 valores resumidos no eixo NMDS foram mantidos o mais fiel possível da matriz 1-
240 C_{BC} inicial. Utilizamos regressão linear múltipla para relacionar os valores do eixo
241 NMDS com a profundidade de inundação, latitude e longitude. Particionamos a
242 variação do modelo resultante entre as variáveis explanatórias e calculamos a
243 proporção da variação explicada: 1 - pela variação ambiental (profundidade de
244 inundação); 2 - pela variação no espaço geográfico; 3 - pela combinação da variação
245 ambiental e espacial e; 4 -pela quantidade de variação que permanece não explicada
246 pelo modelo. O mesmo procedimento de partição da variação do modelo foi realizado
247 para um modelo linear múltiplo relacionando o índice de diversidade alfa de Fisher de
248 cada local com a profundidade de inundação, latitude e longitude. Para isto,
249 utilizamos o software SAM (Rangel-Filho et al. 2010).

250 Consideramos todas as espécies com densidade $\geq 1 \text{ ind} * \text{ha}^{-1}$ na soma das parcelas
251 como espécies comuns em escala de paisagem ($\sim 30 \text{ Km}^2$) (Pitmann et al. 2001). Para
252 testar se as espécies oligárquicas (Pitmann et al. 2001) estão distribuídas por toda a
253 paisagem sem sofrer efeito do gradiente ambiental de inundação foi aplicada uma
254 análise de espécies indicadoras (*indicator value* - IV) (Dufrene and Legendre 1997).
255 Calculamos o valor IV para as espécies comuns na paisagem com o uso do programa
256 Pc-Ord (Dufrene and Legendre 1997; McCune and Mefford 1999). Para o cálculo do
257 valor IV utilizamos a classificação das parcelas entre várzea alta VA e várzea baixa
258 VB. Espécies indicadoras são definidas como as espécies mais características de dado

259 grupo (Dufrene and Legendre 1997). Assim, o valor IV combina a abundância relativa
260 com a frequência relativa de ocorrência da espécie nas amostras de um dos dois
261 grupos de locais. O valor IV foi utilizado para indicar se há preferência entre os
262 habitats VA ou VB pelas espécies, quanto maior a associação com determinado
263 habitat maior o valor IV. Por outro lado, valores baixos de IV indicam que as espécies
264 dominantes na paisagem distribuem-se indiferentemente entre os dois habitats. A
265 significância estatística foi avaliada por procedimento de aleatorização, onde as 16
266 parcelas foram permutadas 10 000 vezes. As espécies comuns foram ordenadas
267 diretamente utilizando o valor de abundância relativa das espécies em relação ao
268 gradiente de profundidade de inundação. Comparamos as proporções de espécies
269 indicadoras em VB e VA para o conjunto de espécies comuns ($\geq 1 \text{ ind} \cdot \text{ha}^{-1}$) e para o
270 conjunto reduzido de espécies comuns com densidade $\geq 5 \text{ ind} \cdot \text{ha}^{-1}$. Verificamos que
271 o grupo de espécies comuns com densidade $\geq 5 \text{ ind} \cdot \text{ha}^{-1}$ apresenta proporção de
272 espécies indicadoras similar a proporção apresentada pelo grupo ao grupo de espécies
273 comuns com densidade $\geq 1 \text{ ind} \cdot \text{ha}^{-1}$. E então apresentamos a ordenação direta apenas
274 para as espécies comuns com densidade $\geq 5 \text{ ind} \cdot \text{ha}^{-1}$.

275 Resultados

276 • Padrão geral

277 Foram inventariados 2.951 indivíduos com DAP ≥ 10 cm, nos cinco hectares de
278 floresta de várzea inventariados na paisagem do baixo rio Purus (Tabela 1). Os
279 indivíduos amostrados pertencem a 304 espécies de árvores. As curvas de acúmulo de
280 espécies (curvas de rarefação) para cada localidade amostral parecem não atingir a
281 estabilidade. Nossos dados mostram dois grupos distintos de curvas de acúmulo de
282 espécies para as florestas de várzea dessa região (Figura 2). O primeiro grupo, em
283 geral, representa as comunidades amostradas nos locais com menor profundidade de

284 inundaç o, enquanto o segundo grupo representa as comunidades nos locais com
285 maior profundidade de inundaç o (Figura 2). A densidade de  rvores variou entre 406
286 e 1171 indiv duos por hectare e a  rea basal total variou entre 26 e 48 m² *ha⁻¹. Estes
287 dois atributos estruturais apresentaram leve aumento ao longo do gradiente de
288 profundidade de inundaç o (Tabela 1). No entanto, o ajuste dos modelos lineares
289 mostra que a profundidade de inundaç o n o esteve relacionada com o n mero de
290 indiv duos ou com a  rea basal entre cada localidade ($r^2 = 0.17$ e $r^2 = 0.03$; $p > 0.05$,
291 respectivamente).

292 A profundidade m dia de inundaç o das 16 parcelas amostradas variou entre 1.6 e 9.4
293 m durante a cheia de 2009. A dist ncia de profundidade de inundaç o entre pares de
294 parcelas variou entre 0 e 7.6 metros. Parcelas de VB tiveram uma variaç o entre 0 e 4
295 m e parcelas de VA entre 0 e 2.8 m de dist ncia de profundidade de inundaç o. A
296 dist ncia geogr fica entre as parcelas variou entre 1.5 km e 33 km. As dist ncias entre
297 as parcelas de VB variam de 1.6 a 18 km, j  as dist ncias entre as parcelas de VA
298 variaram de 1.7 a 33 km.

299 Considerando o n mero total de esp cies registrado por parcela, a porcentagem de
300 esp cies representadas por um indiv duo variou entre 30 e 50 % das esp cies, sendo
301 que as maiores porcentagens foram encontradas nas parcelas que apresentaram maior
302 n mero de esp cies. A riqueza de esp cies das comunidades de v rzea variou em at 
303 tr s vezes entre uma localidade e outra (Tabela 1). A troca de esp cies foi alta e
304 apenas um par de localidades teve valor de $1 - C_{BC} < 0.5$ (Figura 3). As duas parcelas
305 com maior valor de similaridade entre s  estavam em locais com maior profundidade
306 de inundaç o e menor riqueza de esp cies. Dois pares de localidades n o compartilharam
307 nenhuma esp cie e apresentaram $1 - C_{BC}$ igual a um. A troca de esp cies ($1 - C_{BC}$) para
308 o conjunto de parcelas de VB variou entre 0,45 e 0,98, j  para o conjunto de parcelas
309 de VA variou entre 0,58 e 0,82 (Figura 3).

310 • **Diversidade alfa e gradiente ambiental**

311 Encontramos uma relação inversa entre a profundidade de inundação e a quantidade
312 de espécies presentes na comunidade (Figura 4). Esta relação se manteve tanto para os
313 valores observados de riqueza de espécies (S_{obs}) em cada localidade, quanto para os
314 valores de riqueza corrigidos (S_{rar}) entre as localidades. A diversidade α Fisher de
315 árvores nas florestas de várzea também diminuiu em função do aumento da
316 profundidade de inundação (Figura 4). Ambos os modelos de riqueza de espécies e o
317 do α Fisher foram relacionados inversamente com o gradiente de profundidade de
318 inundação e seus coeficientes de determinação foram semelhantes ($B_{std} \sim -0.80$; ver
319 Tabela 2). Para o α Fisher os locais com maior profundidade de inundação
320 apresentaram valores entre 6 e 26. Já nos locais com menor profundidade de
321 inundação a variação ficou entre 29 e 43.

322 Encontramos 104 *singletons* (34 % das espécies amostradas) nas 16 localidades
323 amostradas. A quantidade de espécies representadas por apenas um indivíduo na
324 paisagem foi maior nos locais com menor profundidade de inundação (Figura 4 e
325 Tabela 2). O índice Dd de dominância variou até cinco vezes, os locais com maior
326 profundidade de inundação apresentaram espécies com maiores valores de
327 dominância. *Luehea cymulosa* foi a espécie com maior valor de dominância
328 representando 47% das árvores de uma localidade e foi encontrada em 40%
329 localidades amostrais. No entanto, 71% dos indivíduos de *L. cymulosa* estavam em
330 uma única localidade. O valor Dd relativo à *L. cymulosa* foi retirado da estimativa do
331 modelo por se caracterizar como um valor discrepante. Os dois modelos que
332 relacionavam a dominância Dd com o gradiente de profundidade de inundação foram
333 significativos. No entanto o modelo que exclui o valor Dd de *L. cymulosa* apresentou

334 menor erro em relação à estimativa do coeficiente b e um melhor ajuste das
335 localidades à estimativa da reta (Figura 4; Tabela 2).
336 As 14 espécies dominantes em cada localidade estão entre as 31 espécies mais
337 comuns com densidade $\geq 5 \text{ ind*ha}^{-1}$. As 31 primeiras espécies em ordem de
338 abundância possuem densidade estimadas entre 5 e 41 ind*ha^{-1} para a paisagem
339 estudada. As espécies dominantes representam aproximadamente 70% dos indivíduos
340 amostrados, nove dessas espécies ocorreram em 50% ou mais das parcelas e seis
341 ocorreram em menos de 25% das parcelas. As espécies comuns representam
342 aproximadamente 90% dos indivíduos amostrados.

343 • **Influência do ambiente e do espaço geográfico na diversidade de árvores**

344 A dissimilaridade florística foi relacionada com a distância na profundidade de
345 inundação e não foi relacionada com a distância geográfica entre os pares de parcelas
346 (Tabela 4). Para as parcelas de VA não houve correlação dos valores de $1 - C_{BC}$ e a
347 distância de profundidade de inundação e nem mesmo com a distância geográfica. Já
348 o grupo de parcelas da VB apresentou correlação entre $1 - C_{BC}$ e a distância de
349 profundidade de inundação. No entanto, o ajuste da correlação diminuiu em relação à
350 correlação realizada com a informação de todas as parcelas (Tabela 4). A variação da
351 dissimilaridade florística entre as parcelas de VB não foi correlacionada com a
352 distância geográfica (Tabela 4).

353 O eixo NMDS reteve 82% da informação da matriz original $1 - C_{BC}$ que mede a troca
354 de espécies. Valores próximos ocorreram entre as soluções do eixo NMDS para a VB
355 ($r = 0.72$) e VA ($r = 0.80$). Apenas os modelos lineares múltiplos para os valores do
356 eixo NMDS de VB e do conjunto com todas as parcelas foram significativos (Tabela
357 4).

358 A partição da explicação do modelo linear múltiplo, que estima os valores do eixo
359 NMDS, mostra que 86% da variação do modelo é explicada pela variação ambiental e
360 pela variação ambiental partilhada com a variação no espaço geográfico (Figura 5).
361 Para o grupo de parcelas de VB, 68% de sua variação é explicada pela variação em
362 conjunto do ambiente e do espaço geográfico somado à variação explicada apenas
363 pelo ambiente (Figura 5). O grupo de parcelas de VA não teve um modelo múltiplo
364 significativo como um todo (Tabela 4). No entanto o coeficiente b estimado para a
365 variável ambiental preditora foi significativo. A variação apenas da variável ambiental
366 contribuiu com 12% da explicação do modelo múltiplo que estima a troca de espécies
367 para as parcelas de VA (Figura 5).

368 Entre os três modelos lineares múltiplos para a predição da diversidade α Fisher,
369 apenas o modelo com o conjunto de todas as parcelas foi significativo (Tabela 4). A
370 variação ambiental e a variação ambiental partilhada com a variação espacial
371 contribuíram com 65% da explicação da variação do modelo do α Fisher (Figura 5). A
372 quantidade de variação não explicada modelo do α Fisher é de 33% (Figura 5). Os
373 valores do α Fisher foram relacionados inversamente com a profundidade de
374 inundação e com a latitude (Tabela 4). A longitude da parcela foi relacionada ao α
375 Fisher inversamente apenas para o modelo geral e da VB. Os modelos do α Fisher
376 para o grupo de parcelas de VB e VA não foram significativos (Tabela 4).

377 • **Espécies indicadoras**

378 As 16 localidades amostradas no baixo Purus incluíram 124 espécies comuns com
379 densidade ≥ 1 ind* ha⁻¹. Essas espécies representam aproximadamente 90 % dos
380 indivíduos e 40% das espécies amostradas. A análise de espécies indicadoras apontou
381 29% das espécies comuns na paisagem com valor IV ≥ 50 . Porém, apenas 29
382 espécies tiveram valores de IV que pode ser diferenciado do valor esperado ao acaso

383 (IV $p < 0.05$). Todas as 29 espécies consideradas indicadoras de habitats tiveram valor
384 IV ≥ 55 , nem todas estavam entre as 31 espécies com densidade $\geq 5 \text{ ind} * \text{ha}^{-1}$. A
385 proporção de espécies indicadoras (IV $p < 0.05$) em função do total de espécies comuns
386 ou do grupo reduzido de espécies comuns com densidades $\geq 5 \text{ ind} * \text{ha}^{-1}$ foi a mesma
387 (G=2.16; P=0.14). Foram encontradas mais espécies indicadoras nas floresta de VA
388 do que em floresta de VB (VA: 24 espécies; VB: 5 espécies). A mesma proporção de
389 espécies indicadoras de VA e VB é mantida quando avaliamos apenas as espécies
390 com densidade $\geq 5 \text{ ind} * \text{ha}^{-1}$ (G=0.193; P=0.686) (Tabela 3).
391 Os valores de IV, em geral, foram maiores para as espécies indicadoras de VA (57.1 \geq
392 IV ≤ 100), do que os valores encontrados para as espécies indicadoras de VB (55.6 \geq
393 IV ≤ 76.5) (Tabela 3). *Brosmium lactescens* e *Tabernaemontana cymosa* foram as
394 únicas espécies a alcançar o valor máximo de IV. Estas espécies foram frequentes e
395 abundantes nos sub-bosques de florestas de várzea pouco alagados (VA).
396 *Pseudobombax munguba* e *Hevea spruceana* tiveram os maiores valores IV no grupo
397 de parcelas que representa as florestas que permanecem mais tempo alagadas (VB).
398 Estas duas espécies são componentes do dossel e ocorrem com frequência na floresta
399 de VB e em alguns casos nas florestas de VA.

400 Discussão

401 A diversidade de árvores na paisagem do baixo Purus mostra-se relativamente alta em
402 relação a outros inventários de floresta de várzea na região Amazônica. Wittmann e
403 colaboradores (2006) compilaram 44 inventários florísticos de espécies arbóreas para
404 floresta de várzea na região Amazônica e listaram a ocorrência de 918 espécies. Neste
405 estudo amostramos uma área de cinco hectares e registramos a ocorrência de 304
406 espécies de árvores, que pode representar até 1/3 da riqueza regional conhecida para
407 florestas de várzea da Amazônia. O índice de diversidade α Fisher para cada uma das

408 localidades amostrais desse estudo, variou entre 6 e 43. Estes valores são comparáveis
409 com a variação na diversidade α Fisher (α Fisher entre 10 e 50) encontrados por
410 Albernaz e colaboradores (2007) nas florestas de várzea alta ao longo de toda a calha
411 do Solimões – Amazonas no Brasil e com aqueles encontrados por Wittmann e
412 colaboradores (2006) para as várzeas amazônicas em geral. Estas comparações
413 sugerem que a diversidade de árvores do baixo Purus é relativamente alta na escala
414 local, ou seja, considerando parcelas individualmente. Considerando a diversidade
415 amostrada pelo conjunto de parcelas apresentadas por Wittmann e colaboradores
416 (2006), nossos dados apontam que a diversidade do baixo Purus é também alta em
417 escala regional.

418 Muitas das espécies que consideramos neste estudo ainda permanecem morfotipadas
419 (~ 70% das espécies). Esta elevada porcentagem de morfoespécies é decorrente dos
420 seguintes fatores: 1-impossibilidade de coletar todos aos táxons com algum tipo de
421 estrutura reprodutiva em um curto espaço de tempo; 2 – pouca representação dos
422 táxons em coleções de referência como herbários; 3 - falta de informações botânicas,
423 como por exemplo, chaves de identificação e revisões taxonômica; 4 - falta de
424 taxonomistas especialistas nas diferentes famílias botânicas.; e 5 – alta diversidade
425 das florestas tropicais aliada à possibilidade de ocorrência de espécies ainda não
426 descritas pela ciência. A utilização de morfoespécies não é um problema apenas neste
427 estudo. Invariavelmente os estudos em florestas de várzea da Amazônia assumem
428 morfotipagens para alguns grupos de plantas (Foster 1990; Urrego et al. 1997;
429 Wittmann et al. 2002; Haugeasen and Peres 2006). A região do baixo Purus foi
430 avaliada recentemente como um vazio de coleta botânica na Amazônia (Hopkins
431 2007, Schulman e al. 2007), reiterando a necessidade de coletas botânicas para esta
432 região a fim de melhorar as caracterizações biogeográficas da flora Amazônica.

433 Os atributos estruturais, densidade de árvores e a área basal total de cada localidade
434 amostral, não variaram ao longo do gradiente de inundação (ver tabela 1). Este
435 resultado é contrário ao encontrado nas florestas de várzea no baixo Japurá (Ayres
436 1993) e nas florestas de igapó no rio Jaú (Ferreira and Stohlgren 1999), onde foi
437 observada uma relação inversa entre os atributos estruturais e a profundidade de
438 inundação. Já a riqueza de espécies observada em cada localidade amostral variou
439 fortemente ao longo deste gradiente. A troca de espécies foi alta indicando
440 heterogeneidade de composição florística entre localidades das florestas de várzea,
441 assim como apontado em Terborgh e Andersen (1998).

442 Os modelos lineares que computamos permitem a realização de estimativas bastante
443 robustas dos valores dos atributos de diversidade para a paisagem estudada. A riqueza
444 de espécies de árvores, a diversidade α Fisher, o número de espécies raras e a
445 abundância relativa da espécie dominante nas florestas de várzea da paisagem do
446 baixo Purus podem ser preditas com confiabilidade. Com estes atributos de
447 diversidade podemos inferir quantas espécies estarão em dado local e como estas
448 espécies partilham suas abundâncias na comunidade. Isso possibilitaria a construção
449 de curvas de distribuição de abundância das espécies para as comunidades de florestas
450 de várzea. O estudo do padrão de variação das curvas de abundância das espécies ao
451 longo do gradiente ambiental possibilita a formulação de hipóteses para a estruturação
452 local da diversidade nessas comunidades (McGill et al. 2007).

453 Como padrão, observamos que a diversidade local de espécies arbóreas na várzea é
454 inversamente relacionada com a profundidade de inundação da floresta, resultados
455 semelhantes aos encontrados em florestas de várzea (Ayres 1993; Wittmann et al.
456 2002) e de igapó (Ferreira and Stohlgren 1999; Ferreira 2000) na Amazônia. O
457 número de espécies únicas (*singletons*) em cada localidade também diminui com o
458 aumento da inundação. A comunidade de árvores amostrada na paisagem do baixo

459 Purus possui cerca de 1/3 das espécies com densidades $\leq 0.2 \text{ ind*ha}^{-1}$. Já as espécies
460 dominantes tiveram maiores abundâncias relativas nas localidades que permanecem
461 mais tempo inundadas.

462 Assim, observamos que as comunidades nos locais mais alagados possuem
463 distribuição de abundância das espécies que se assemelha ao modelo de série
464 geométrica. À medida que a profundidade de inundação diminui, a distribuição de
465 abundâncias das espécies se assemelha a uma série logarítmica. Nas comunidades
466 mais alagadas o processo de preenchimento de espécies (*pre-emption model*) durante
467 os estágios iniciais de sucessão, é possivelmente o processo ecológico que mais
468 influencia na riqueza local de espécies (McGill et al. 2007). O número de espécies que
469 ocupam e participam da comunidade é bastante reduzido devido a limitações
470 ocasionadas pela severidade ambiental (eg. cheias, secas e extrema incidência de
471 radiação solar) e a maior capacidade competitiva das espécies tolerantes a inundação e
472 que conseguem colonizar primeiro o ambiente. À medida que a profundidade de
473 inundação diminui ocorre a substituição das espécies, possivelmente pela redução da
474 força de seleção ambiental.

475 Observamos que poucas espécies (10%) representam a maioria dos indivíduos (70%)
476 amostrados na paisagem do baixo Purus. A frequência de ocorrência das espécies
477 comuns nas localidades foi baixa (ver tabela 5). Ainda, a relação inversa entre a
478 dominância e a frequência de ocorrência pode estar ocasionando um aumento na troca
479 de espécies entre localidades. Em escala Amazônica, a dissimilaridade florística entre
480 regiões de florestas de várzea pode ser menor devido a ocorrência de algumas
481 espécies dominantes encontradas habitualmente nos inventários (Worbes et al. 1992;
482 Ayres 1993; Nebel et al. 2001; Urrego et al. 1997; Santos and Jardim 2006). A baixa
483 frequência de ocorrência das espécies com maior densidade ajuda a explicar o padrão
484 local de alta heterogeneidade na composição florística. Observamos que mesmo as

485 comunidades com poucas espécies raras apresentaram alta dissimilaridade florística,
486 pois as espécies dominantes se alternam localmente. Das 14 espécies dominantes (4%
487 das espécies amostradas) em cada localidade duas espécies foram características de
488 VB (*Hevea spruceana* e *Pseudobombax munguba*) e quatro espécies foram
489 características de VA (*Maquira coriacea*; *Hura crepitans*; *Garcinia madruno* e *Virola*
490 *surinamensis*, ver tabela 5). As outras oito espécies dominantes localmente não
491 apresentaram distribuição condicionada a um habitat.

492 A dissimilaridade na composição florística foi relacionada com a variação na
493 profundidade de alagação de cada parcela. Quando separamos em dois habitats a
494 floresta de várzea, observamos que a composição de espécies das florestas de VB foi
495 relacionada à variação ambiental. A profundidade de inundação foi o fator mais
496 fortemente relacionado à variação na composição florística nas florestas de várzea. A
497 predição da teoria neutra, que assume não haver efeito ambiental na variação da
498 composição de espécies entre localidades, não é suportada pelos nossos dados (Hubell
499 2001). Os dados também não dão suporte para a hipótese de uniformidade florística
500 (Pitman et al. 2001). Porém, a predição de espécies oligárquicas dominando extensas
501 áreas da paisagem deve ser avaliada com maior cautela. Nossos dados não rejeitam a
502 hipótese de composição de espécies relacionada a condições ambientais.

503 Observamos que os dois compartimentos de floresta de várzea que avaliamos (VB e
504 VA) têm influência tanto do ambiente como do espaço geográfico na estrutura de suas
505 comunidades. Porém os papéis de cada uma dessas variáveis têm pesos diferentes ao
506 longo do gradiente ambiental. Em geral, o ambiente teve papel preponderante na
507 variação da composição de espécies entre localidades. Em todos os nossos modelos a
508 variação na composição florística não explicada foi à menor variação em proporção.
509 Estes resultados são diferentes do que é encontrado em florestas tropicais de terra-
510 firme (eg. Duivenvoorden et al. 2002).

511 Nas florestas de várzea, a limitação à dispersão parece não ser um fator ecológico
512 limitante. O comportamento reprodutivo de muitas das espécies arbóreas que
513 frutificam durante as enchentes (Parolin et al. 2004; Haugaasen and Peres 2005),
514 somado às características morfológicas das sementes que são dispersas por peixes ou
515 por flutuação (Gottsberger 1978), podem garantir às espécies maior capacidade de
516 dispersão pelo ambiente de várzea. Por outro lado, para as florestas de várzea alta a
517 limitação das espécies às condições ambientais parece não ser tão determinante para a
518 distribuição das espécies na paisagem. Devemos lembrar que os dois compartimentos
519 da comunidade de árvores nas florestas de várzea que utilizamos aqui são um tanto
520 quanto arbitrários. As espécies com ocorrência preferencial em um compartimento,
521 eventualmente, podem ocorrer no outro compartimento conferindo um caráter
522 contínuo a comunidade de árvores nas florestas de várzea, de acordo com o conceito
523 de comunidades abertas de Gleason.

524 A diversidade α Fisher também esteve relacionada fortemente com a variação
525 ambiental. O modelo espacial para predição de diversidade α Fisher teve apenas 33%
526 de variação não explicada. A longitude teve efeito negativo nas parcelas de VB
527 indicando um aumento na diversidade dos locais mais alagados e mais distâtes da
528 calha principal do rio. Já as parcelas de VA, foram mais diversas nos locais mais
529 próximos do Rio Purus. Esta interação no padrão de aumento da diversidade α Fisher
530 para os dois grupos de habitats anulou o efeito da regressão geral para os habitats em
531 conjunto.

532 Nas florestas de várzea as espécies são substituídas gradualmente durante o período
533 de sucessão florestal (Worbes et al. 1992) e com a diminuição da influência da
534 inundação. Devido à substituição das espécies em gradientes, encontramos espécies
535 indicadoras de condições ambientais específicas. Por outro lado, a maioria das
536 espécies (~77 % das espécies comuns) tem capacidade de distribuir-se por todo o

537 gradiente, podendo ser caracterizadas como espécies oligárquicas (*sensu* Pitman et al.
538 2001). Nossos dados indicam que existe um conjunto de espécies nas florestas de
539 várzea para o qual é possível realizar predições a respeito de seu papel na estruturação
540 das comunidades. As predições são possíveis, pois algumas espécies são comuns e
541 ocorrem indiscriminadamente (Pitman et al. 2001) e outras são espécies indicadoras
542 de habitats. Sendo assim, precisamos conhecer as espécies e onde estas ocorrem ao
543 longo do gradiente de inundação de determinada paisagem para predizer seus locais
544 preferenciais de ocorrência e seu papel na estruturação da comunidade florestal.
545 Entre as espécies indicadoras de VA encontramos espécies que ocorrem tanto em
546 florestas alagáveis como em florestas de terra firme (Wittmann et al. 2006). Como
547 exemplo, podemos citar, *Hura crepitans*, *Virola surinamensis* e *Hymatanthus*
548 *sucuuba*. *H. crepitans* têm distribuição ampla que estende-se inclusive às florestas
549 tropicais secas da América Central. *V. surinamensis* tem distribuição em florestas de
550 terra firme na Amazônia, muitas vezes associada a habitats ripários. Já *H. sucuuba*,
551 apesar de ocorrer em florestas de terra firme é uma espécie que apresenta
552 modificações fisiológicas dependendo do habitat que sua população se encontra
553 (Ferreira et al. 2007). Sementes e plântulas de *H. sucuuba* provenientes de habitat de
554 terra-firme não possuem o mesmo “fitness” quando em habitat inundável (Ferreira et
555 al. 2007). Já outras espécies indicadoras de VA possuem distribuição mais associada
556 às florestas sazonalmente alagadas. Como é o caso de *Maquira coriacea* que pode ser
557 encontrada com densidades superiores a 14 ind*ha⁻¹ nas áreas menos alagadas das
558 florestas de várzea do rio Ucayali no Peru (Nebel et al. 2001b).
559 Para VB encontramos três espécies indicadoras para o grupo de espécies com
560 densidade ≥ 5 ind*ha⁻¹, sendo que duas estão fortemente associadas aos locais com
561 profundidade de inundação extremas. *Pseudobombax munguba* é uma espécie
562 conhecida por colonizar os estádios secundários de sucessão nas florestas de VB da

563 Amazônia Central (Worbes et al. 1992). Esta espécie possui sementes pequenas e
564 dispersas pelo vento pela água durante o período de cheia (Parolin et al. 2004). Outra
565 característica marcante desta espécie é sua capacidade de armazenar água em seu
566 tronco e perder as folhas durante a enchente, o que possibilita uma redução no
567 metabolismo energético da espécie (Parolin et al. 2004).

568 O menor número de espécies indicadoras de VB deve estar relacionado ao fato destas
569 espécies ocorrerem também com frequência em áreas de VA. Este fato não acontece
570 com as espécies indicadoras de VA. Esta observação sugere que as restrições às
571 espécies ao longo do gradiente de inundação não são as mesmas. Nos locais menos
572 inundados (VA), o efeito da inundação na redução da capacidade de colonizar o
573 ambiente deve ser menos restritivo às espécies. Já nos locais mais inundados (VB) as
574 espécies devem sofrer maior restrição ambiental e competição. Além de mais espécies
575 conseguirem colonizar as áreas de VA, também observamos a presença de espécies de
576 sub-bosque e espécies emergentes entre as indicadoras desses ambientes. Estas
577 espécies podem contribuir consideravelmente para o aumento da diversidade.

578 A estreita relação da diversidade e composição de árvores com o gradiente ambiental
579 de profundidade de inundação necessita ser utilizada para comparações mais precisas
580 entre florestas de várzea de diferentes localidades, paisagens e regiões. A descrição
581 mais detalhada destes padrões pode melhorar o entendimento da distribuição da
582 diversidade e das espécies de árvores nessas florestas.

583 Referências

- 584 • Albernaz, A. L. K. M. 2007. Conservação da várzea: identificação e
585 caracterização de regiões biogeográficas. – Ibama/ProVárzea.
- 586 • Albernaz, A. L. K. M et al. 2007 Contribuição ao conhecimento da
587 distribuição de árvores. - In: Albernaz Ana Luisa K. M. (ed.) Conservação da

- 588 várzea: identificação e caracterização de regiões biogeográficas. –
589 Ibama/ProVárzea, pp. 77-93.
- 590 • Albernaz, A. L. K. M. and Ayres, J.M. 1999. Selective logging along the
591 middle Solimoes river. - In: Padoch, C., et al. (eds), Várzea: diversity,
592 development, and conservation of Amazonia's whitewater floodplains. New
593 York Botanical Garden Press, pp. 135–151.
- 594 • Ayres, J. M. 1993. As matas de várzea do Mamirauá. - Sociedade Civil
595 Mamirauá, Estudos de Mamirauá, vol. 1.
- 596 • Berger, W. H., Parker, F. L. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in
597 deep-sea sediments. - Science 168: 1345-1347.
- 598 • Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and
599 shared species from samples. Version 8. Persistent
600 URL<purl.oclc.org/estimates>
- 601 • de Deus, C. P et al. 2003. Piagaçu-Purus: Bases científicas para a criação de
602 uma Reserva de Desenvolvimento Sustentável. - Instituto de Desenvolvimento
603 Sustentável Mamirauá.
- 604 • DeWalt, S. J. and Chave, J. 2004. Structure and Biomass of four Lowland
605 Neotropical Forests. - Biotropica 36 (1) : 7-19.
- 606 • Dufrêne, M. and Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator
607 species: The need for a flexible asymmetrical approach. - Ecological
608 monographs 67:345-366.
- 609 • Duivenvoorden, J. F. et al. 2002. Beta Diversity in Tropical Forests. - Science
610 295:636-637.
- 611 • Ferreira, L. V. 1997. Effects of flooding duration of species richness and
612 floristic composition in three hectares in the Jaú National Park in floodplain
613 forests in Central Amazonia. - Biodiversity Conservation 6:1353-1363.

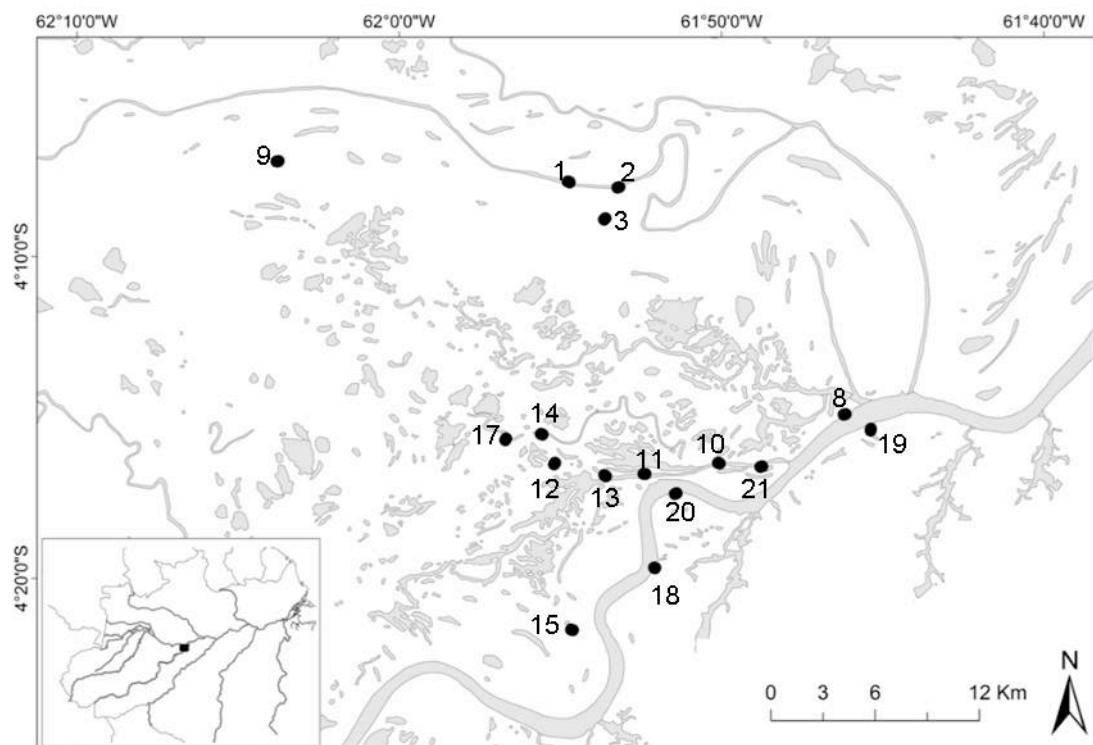
- 614 • Ferreira, L. V. and Strohlgren, T. J. 1999. Effects of river level fluctuation on
615 plant species richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in
616 central Amazonia. - *Oecologia*. 120: 582-587.
- 617 • Ferreira, C. S. et al. 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian
618 *Himatanthus sucuuba*: Effects of flooding on germination, seedling growth
619 and mortality. - *Environmental and Experimental Botany* 60: 477–483.
- 620 • Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional
621 conservation planning: where to from here? - *Syst. Biol.* 51: 331-363.
- 622 • Foster, R. B. 1990. Long-Term Change in the successional forest community
623 of the Rio Manu Floodplain. - In: Gentry, A.H. (Ed.) *Four Neotropical*
624 *Rainforests*. Yale University Press, pp 565-572.
- 625 • Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic
626 composition on environmental and geographical gradients. - *Annals of the*
627 *Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- 628 • Gotelli, N. and Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and
629 pitfalls in the measurement and comparison of species richness. - *Ecology*
630 *Letters* 4: 379–391.
- 631 • Gottsberger, G. 1978. Seed Dispersal by Fish in the Inundated Regions of
632 Humaita, Amazonia. – *Biotropica* 10(3): 170-183.
- 633 • Goulding, M. et al. 2003. *The Smithsonian atlas of the Amazon*. - Smithsonian
634 Books.
- 635 • Haugaasen, T. and Peres, C. A. 2005. Tree Phenology in Adjacent Amazonian
636 Flooded and Unflooded Forests. - *Biotropica* 37(4): 620–630.
- 637 • Haugaasen, T. and Peres, C. A. 2006. Floristic, edaphic and structural
638 characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purus region
639 of central Amazonia, Brazil. - *Acta Amazonica* 36(1): 25-36.

- 640 • Hess, L. L. et al. 2003. Dual-season mapping of wetland inundation and
641 vegetation for the central Amazon basin. - *Remote Sensing of Environment*
642 87:404-428.
- 643 • Hopkins, M. J. G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity
644 of the Amazon Basin. - *Journal of Biogeography* 34:1400-1411
- 645 • Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and*
646 *Biogeography*. - Princeton University Press.
- 647 • Irion G. et al. 1997. The large central Amazonian river floodplains near
648 Manaus: geological, climatological, hydrological and geomorphological
649 aspects. - In: Junk W.J. (ed.), *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a*
650 *Pulsing System*. – Springer, pp. 67-96.
- 651 • Junk W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian
652 floodplains. - In Nielsen L. B. et al.(eds) *Tropical forests: botanical dynamics,*
653 *speciation and diversity*. Academic Press, pp. 47–64
- 654 • Junk, W. J. et al. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. -
655 In: Dodge, D. P. (ed) *Proc. Int. Large River Symp. Can. Spec. Publ. Fish.*
656 *Aquat. Sci. (Vol.106)*, pp. 110-127.
- 657 • Junk, W. J. 1997. Ed., *The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing*
658 *system*. - *Ecological Studies*, vol. 126, Springer.
- 659 • Junk, W. J., and Piedade, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with
660 special reference to herbaceous plants. - In W. J. Junk (ed.), *The Central*
661 *Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. - *Ecological Studies*, vol.
662 126, Springer, pp. 147– 185.
- 663 • Junk W. J. 2000. The central Amazon River floodplain: Concepts for the
664 sustainable use of its resources. - In W.J. Junk, et al. (eds.) *The Central*

- 665 Amazon floodplain: Actual use and options for sustainable management.
666 Backhuys Publishers, pp. 75-94.
- 667 • Kaliola, R. et al. 1991. New site formation and colonizing vegetation in
668 primary succession on the western Amazon floodplains. - *Journal of Ecology*
669 79:877-901.
- 670 • Lentini M. et al. 2005. Fatos Florestais da Amazônia 2005. - Instituto do
671 Homem e Meio Ambiente da Amazônia. 140p.
- 672 • Legendre, P. et al. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial
673 variation of community composition data. - *Ecological Monographs* 75:435–
674 450.
- 675 • Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. - Blackwell. 255p.
- 676 • McCune, B. and Mefford, M. J. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological*
677 *Data*. Version 4.17, MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- 678 • Nebel, G. et al. 2001. Structure and floristic composition of flood plain forests
679 in the Peruvian Amazon I. Overstorey. - *Forest Ecology and Management*
680 150:27–57.
- 681 • Nebel, G. et al. 2001b. The Amazon flood plain forest tree *Maquira coriacea*
682 (Karsten) C.C. Berg: aspects of ecology and management. – *Forest Ecology*
683 *and Management* 150: 103-113.
- 684 • Parolin, P. et al. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a
685 pulsing system. - *The Botanical Review* 70(3): 357-380.
- 686 • Pitman, N. C. A. et al. 2001. Dominance and distribution of tree species in
687 upper Amazonian terra firme forests. - *Ecology* 82:2101–2117.
- 688 • Pires, J. M. and Prance, G. T. 1985. The vegetation types of the Brazilian
689 Amazon. - In Prance, G. T. and Lovejoy, T. E. (eds.) *Key environments:*
690 *Amazonia*. Pergamon Press, pp. 109-145.

- 691 • Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology
692 of Amazonian forest types subject to inundation. - *Brittonia* 31:26-38.
- 693 • Rangel, T.F.L.V.B, et al. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial
694 Analysis in Macroecology. - *Ecography* 33:46-50.
- 695 • R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for
696 statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna,
697 Austria. Disponível em: www.R-project.org.
- 698 • Richey, J. E. et al. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a
699 large tropical source of atmospheric CO₂. - *Nature* 416:617-620.
- 700 • Rosenqvist, Å. et al. 2002. The use of spaceborne radar data to model
701 inundation patterns of trace gas emissions in the central Amazon floodplain. -
702 *International Journal of Remote Sensing* 23:1303–1328.
- 703 • Salo, J, et al. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon Lowland
704 Forest. - *Nature* 322: 254-258.
- 705 • Santos, G. C. and Jardim, M. A. G. 2006. Florística e estrutura do estrato
706 arbóreo de uma floresta de várzea no município de Santa Bárbara do Pará,
707 Estado do Pará, Brasil. - *Acta Amazonica* 36(4):437-446.
- 708 • Schulman, et al. 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and
709 correcting for it in species range estimation. – *Journal of Biogeography*
710 34:1388-1399.
- 711 • Tuomisto, H. and Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta
712 diversity? Understanding the targets of different analysis methods. – *Ecology*
713 87:2697–2708.
- 714 • Terborgh, J. and Andresen, E. 1998. The composition of Amazonian forests:
715 patterns at local and regional scales. - *Journal of Tropical Ecology* 14:645-
716 664.

- 717 • Urrego, L. E. 1997. Floodable forests in the Middle Caquetá region:
718 characterization and succession. - *Studies on the Colombian Amazonia*, vol.
719 14. Tropenbos.
- 720 • Wittmann, F. et al. 2002. Tree species distribution and community structure of
721 central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. - *Journal of*
722 *Tropical Ecology* 18:805–820.
- 723 • Wittmann, F. et al. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the
724 highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. -
725 *Forest Ecology and Management*, 196, 199–212.
- 726 • Wittmann F. et al. 2006. Tree species composition and diversity gradients in
727 white-water forests across the Amazon Basin. - *Journal of Biogeography*
728 33:1334-1347.
- 729 • Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. - In Junk, W. (ed)
730 *The central Amazon floodplain: ecology of a pulsating system. Ecological*
731 *Studies*, vol. 126, Springer, pp. 223-265.
- 732 • Worbes M. et al. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and
733 geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. - *Journal of*
734 *Vegetation Science* 3: 553-564.

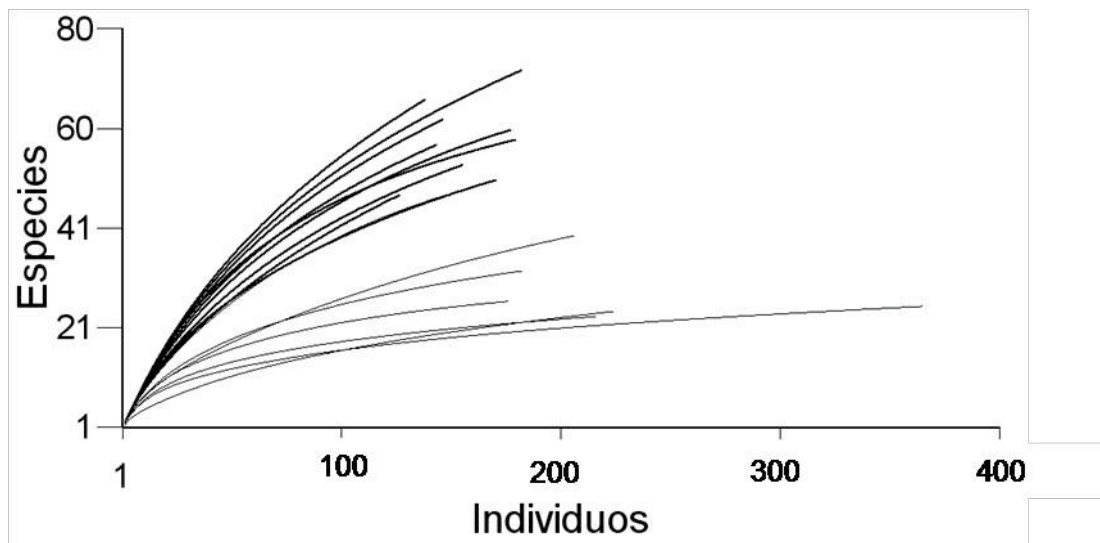


736

737 **Figura 1:** Paisagem de inundação no baixo rio Purus. Os círculos negros e números
738 representam a localização das parcelas amostradas. A figura no canto esquerdo do
739 mapa indica a localização da paisagem estudada em relação a Bacia Amazônica.

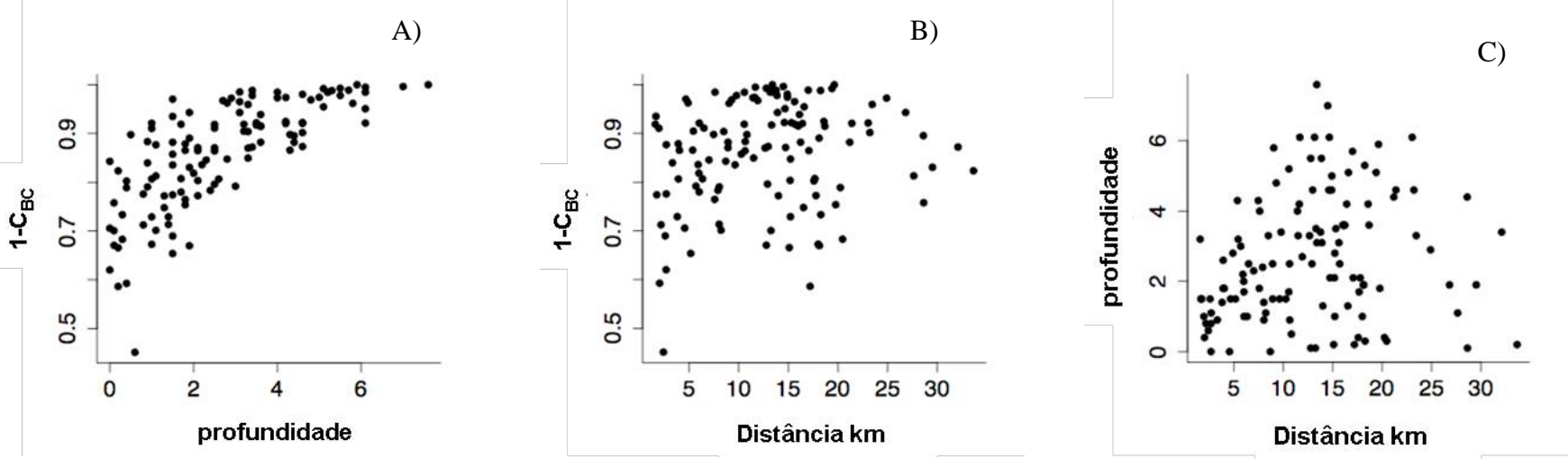
740

740



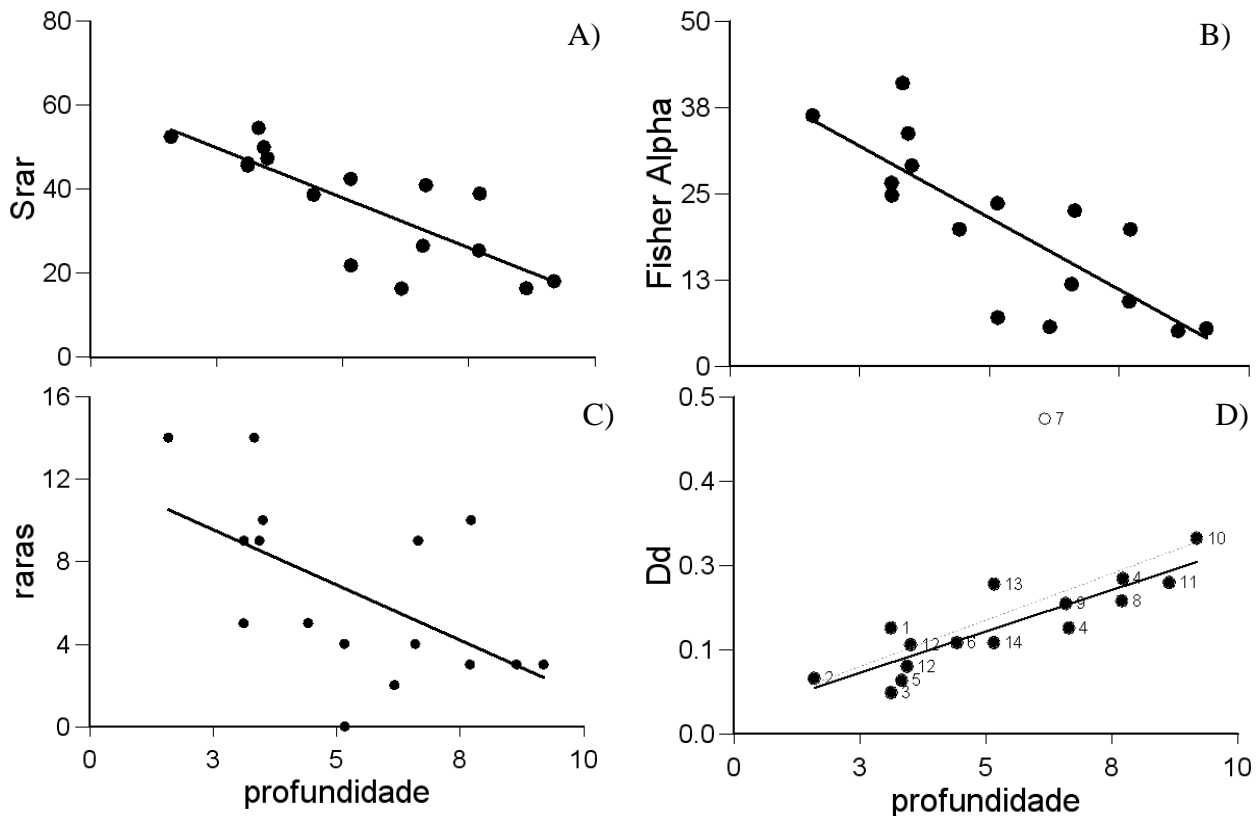
741

742 **Figura 2:** Curvas de acúmulo de espécies para as 16 parcelas de inventário nas
743 florestas de várzea da RDS-PP. Curvas com linhas em preto correspondem às
744 parcelas: 2, 9, 18, 1, 3, 19, 21, 10, 8 e 15, respectivamente de cima para baixo.



746 **Figura 3:** Gráficos de dispersão das matrizes de distâncias entre pares de parcelas. A) Valores de dissimilaridade florística ($1-C_{BC}$) em relação à distância de
747 profundidade de inundação em metros; B) Valores dissimilaridade florística ($1-C_{BC}$) em relação à distância geográfica em quilômetros; C) Distância de
748 profundidade de inundação e a distância geográfica entre pares de parcelas.

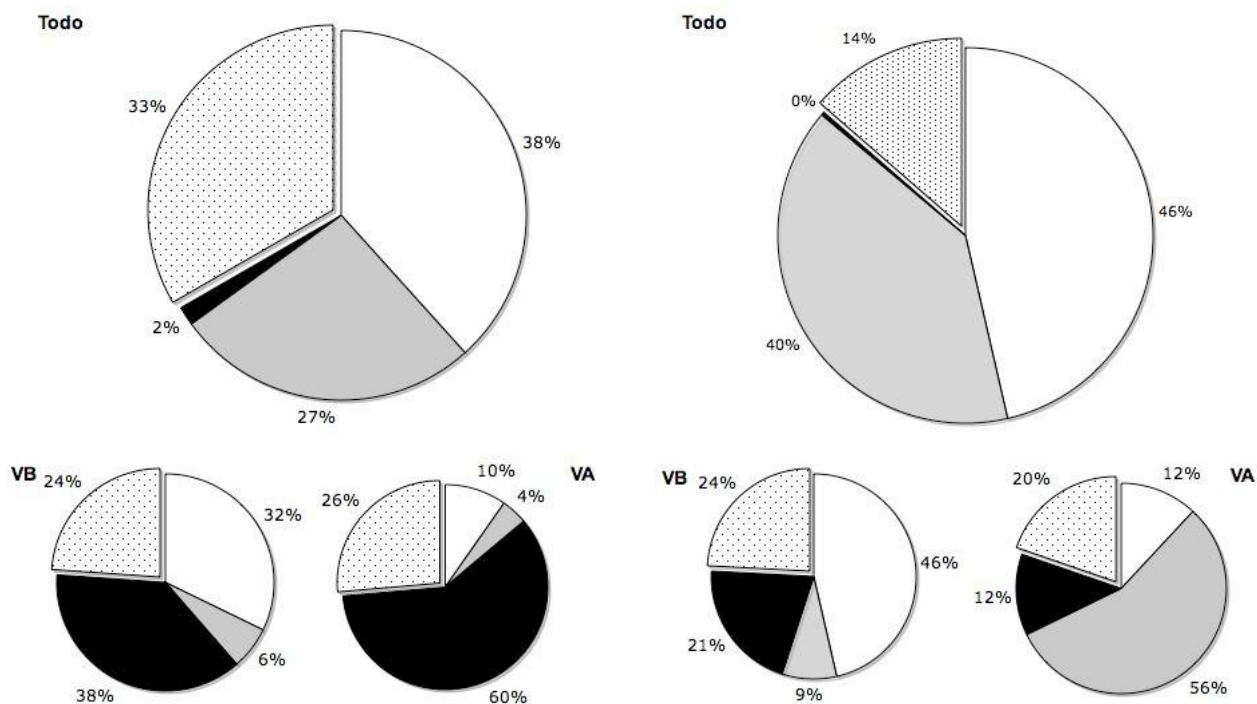
751



752 **Figura 4:** Gráficos do gradiente de profundidade da inundação (m) em relação a: A)
753 Riqueza de Espécies rarefeita em 100 indivíduos; B) Coeficiente α Alfa de Fisher; C)
754 Raras – número de espécies com um indivíduo na paisagem (5ha); D) Dd - Índice de
755 equitabilidade de Berger-Parker, onde: 1 - *Maquira coriacea*; 2 - *Hura crepitans*; 3 -
756 *Pterocarpus amazonum*; 4 - *Mabea cf. taquari*; 5 - *Garcinia madruno*; 6 - *Triplaris*
757 *surinamensis*; 7 *Luehea cymulosa*; 8 - *Guatteria cf. olivacea*; 9 - *Tabebuia barbata*;
758 10 - *Pseudobombax munguba*; 11 - *Pouteria elegans*; 12 - *Virola surinamensis*; 13 -
759 *Leonia glycyarpa*; 14 - *Hevea spruceana*; linha sólida: reta estimada sem valor de
760 resíduo (ponto vazado no gráfico); linha pontilhada: reta estimada com o valor do
761 resíduo;. Valores correspondentes as parcelas com 3 125 m² alocadas nas florestas de
762 várzea do baixo rio Purus.

Diversidade Alfa

Troca de espécies



763 **Figura 5:** Partição da variação do modelo linear múltiplo preditivo da diversidade alfa de Fisher e da
 764 troca de espécies representada no eixo NMDS para a matriz de dissimilaridade florística ($1-C_{BC}$). Em
 765 sentido horário: **Branco** = explicação ambiental apenas; **Cinza** = explicação do espaço geográfico e
 766 ambiental; **Preto** = explicação do espaço geográfico; **Pontilhado** = não explicado pelo modelo;
 767 porcentagens relativas à variação total do modelo (r^2). Todo utiliza a informação das 16 localidades
 768 amostradas; VB apenas a informação do grupo de parcelas de várzea baixa (profundidade inundaçã
 769 < 5 m); VA apenas para o grupo de várzea alta (profundidade de inundaçã \geq 5 m).

770

770 **Tabela 1:** Atributos ambientais e estruturais das parcelas (0.3125 ha) de inventário nas florestas
 771 de várzea da RDS-PP. Profundidade média (m) e valores máximos e mínimos; N Abundância em
 772 número de indivíduos; AB_t Área Basal total (m^2); S_{obs} Riqueza de espécies observada; Raras
 773 Número de espécies representadas por um indivíduo na paisagem; α Fisher (SD) Coeficiente Alfa
 774 de Fisher (desvio padrão); Dd índice de equitabilidade de Berger-Parker. Abaixo os valores para a
 775 soma das parcelas. Valores para parcelas de 3 125 m^2 .

Parcela	Profundidade (m) (min - max) (n=15)	N	AB_t (m^2)	S_{obs}	α Fisher (SD)	Raras	Dd
1	3.1 (3.1 - 3.2)	178	15.2	60	31.8 (3.7)	5	0.16
2	1.6 (1.3 - 2.2)	183	10.0	73	43.5 (5.17)	14	0.08
3	3.1 (2.3 - 3.7)	180	9.8	58	29.6 (3.5)	9	0.06
8	6.6 (5.7 - 7.1)	127	8.8	47	26.9 (3.8)	9	0.16
9	3.3 (3.0 - 3.8)	139	8.4	66	49.1 (6.9)	14	0.08
10	4.4 (4.0 - 4.8)	171	10.2	50	23.77 (2.8)	5	0.13
11	6.1 (5.7 - 6.9)	225	11.4	24	6.8 (0.8)	2	0.47
12	7.7 (7.4 - 7.9)	183	9.9	32	11.2 (1.3)	3	0.20
13	6.5 (6.2 - 7.0)	207	12.3	39	14.2 (1.6)	4	0.19
14	9.1 (9.0 - 9.5)	217	14.2	23	6.5 (0.8)	3	0.29
15	7.7 (7.1 - 8.1)	148	8.9	47	23.76 (3.0)	10	0.23
17	8.6 (8.4 - 8.9)	366	15.2	25	6.1 (0.6)	3	0.22
18	3.4 (2.9 - 3.7)	150	10.3	62	40.4 (5.4)	9	0.10
19	3.5 (3.3 - 4.2)	144	7.6	57	34.85 (4.6)	10	0.13
20	5.1 (4.9 - 5.8)	177	14.9	26	8.4 (1.0)	0	0.22
21	5.1 (4.8 - 5.5)	156	8.5	53	28.3 (3.6)	4	0.13
Total	-	2951	175.78	304	85.02 (5.71)	104	-

776

776 **Tabela 2:** Resultados dos modelos de regressão linear simples para os atributos estruturais das
 777 parcelas em floresta de várzea na RDS-PP. (Srar) Riqueza de espécies rarefeita em 100
 778 indivíduos; (α Fisher) Coeficiente Alfa de Fisher; (Raras) Número de espécies com um indivíduo
 779 na paisagem; (Dd) Índice de Equitabilidade de Berger-Parker; (N) Abundância e;(ABt) Área Basal
 780 Total. (Prof) Profundidade média de inundação na parcela e (EP) Erro padrão do modelo. Dados
 781 para parcelas com 3 125m²; * p<0.05; ** p<0.01; ⁽¹⁾ modelo estimado sem valor de *outlier*.

Modelo	A (\pm EP)	B (\pm EP)	B std	r²	r² ajustado	EP
S_{rar} = A + B * Prof \pm EP	61.7 (5.5)	-4.7 (0.9)**	-0.80	0.64	0.61	8.35
α Fisher = A + B * Prof \pm EP	50.7 (5.0)	-50.7 (5.7)**	-0.80	0.65	0.62	8.62
Raras = A + B * Prof \pm EP	12.2 (2.3)	-1.1 (0.4)*	-0.56	0.32	0.27	3.62
Dd = A + B * Prof \pm EP	0.03 (0.05)	0.02 (0.009)**	0.62	0.39	0.35	0.08
⁽¹⁾ Dd = A + B * Prof \pm EP	0.02 (0.05)	0.02 (0.004)**	0.87	0.76	0.74	0.03

782

782 **Tabela 3:** Valores do coeficiente de Pearson (r) para as correlações entre a matriz de
 783 dissimilaridade florística (1- C_{BC}) e as matrizes de distância ambiental (profundidade de
 784 inundação) e distância geográfica. **Todo** utiliza o conjunto com as 16 parcelas; **VB** utiliza apenas
 785 as parcelas de várzea baixa (n=9); **VA** utiliza apenas as parcelas de várzea alta (n = 7); ** p <
 786 0.01em procedimento de Mantel 10 000 permutações.

Correlação	Todo	VB	VA
1- C _{BC} vs Ambiental	0.73**	0.53 **	0.39
1- C _{BC} vs Geográfica	0.17	0.16	0.26
Geográfica vs Ambiental	0.20	0.20	-0.20

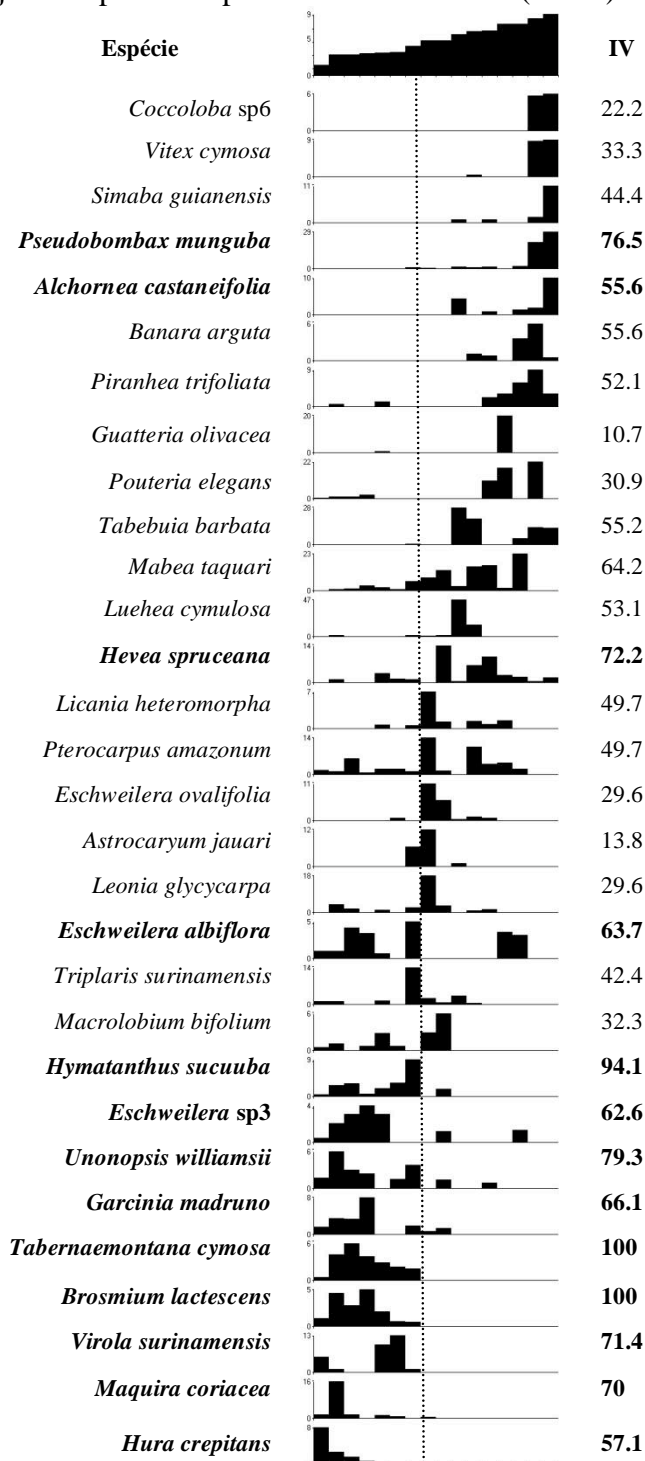
787

787 **Tabela 4:** Valores do coeficiente b padronizado das variáveis explanatórias (profundidade de
788 inundação; latitude longitude) dos modelos lineares múltiplos para a diversidade Alfa de Fisher
789 (diversidade α Fisher) e para o 1º. eixo NMDS da matriz de dissimilaridade florística (1-C_{BC})
790 (Beta diversidade). **Todo** utiliza o conjunto com as 16 parcelas; **VB** utiliza apenas as parcelas de
791 várzea baixa (n=9); **VA** utiliza apenas as parcelas de várzea alta (n = 7). **F** soma do quadrado dos
792 resíduos total; **r²** ajuste global do modelo; **r²adj** ajuste parcial do modelo; **p** probabilidade
793 associada ao modelo. * $p < 0.05$ e ** $p < 0.01$ para os valores do coeficiente b estimado.

794

Modelo		Prof	Lat	Long	F	r²	r²adj	p
Diversidade α Fisher	Todo	-0.848**	-0.047	-0.144	7.979	0.66	0.58	0.003
	VB	0.462	-0.539	1.134*	4.643	0.73	0.58	0.066
	VA	-0.768*	-0.688	-0.873*	2.652	0.73	0.45	0.222
Beta diversidade	Todo	-0.934**	-0.02	0.055	25.547	0.86	0.83	<0.001
	VB	-0.515	-0.345	0.407	6.778	0.8	0.68	0.033
	VA	0.944*	0.39	-0.239	2.436	0.71	0.42	0.242

794 **Tabela 5:** Ordenação direta das espécies comuns com densidade ≥ 5 ind*ha⁻¹ em relação ao
 795 gradiente de profundidade de inundação, valores de IV e probabilidade associada; valores em
 796 negrito apontam as espécies com valor IV significativo ($p < 0.05$). As barras negras na figura
 797 indicam a abundância relativa da espécie ao longo do gradiente de profundidade de inundação, o
 798 diagrama superior representa o gradiente de inundação onde a esquerda estão as localidades com
 799 menor profundidade de inundação e a direita as localidades com maior profundidade de
 800 inundação; pontos tracejados separam as parcelas de várzea alta (< 5 m) e várzea baixa (≥ 5 m).



801

Conclusão Geral:

Observamos que as florestas de várzea são bastante heterogêneas em composição de espécies e que o gradiente ambiental complexo ocasionado pelo pulso de inundação é o fator que mais influencia na distribuição da diversidade dessas florestas. A estreita relação entre a diversidade e composição de árvores e o gradiente ambiental de profundidade de inundação necessita ser utilizada para comparações mais precisas entre florestas de várzea de diferentes localidades, paisagens e regiões. A descrição deste padrão pode melhorar o entendimento da distribuição da diversidade e das espécies de árvores nas florestas tropicais inundáveis, contribuindo para formulações de estratégias de conservação dessas florestas.

Referencias bibliográficas:

- Albernaz, A. L. K. M. 2008. Conservação da várzea: identificação e caracterização de regiões biogeográficas. – Ibama/ProVárzea.
- Ayres, J. M. 1993. As matas de várzea do Mamirauá. - Sociedade Civil Mamirauá, Estudos de Mamirauá, vol. 1.
- Cavender-Bares, J. et al. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. - Ecology Letters 12: 693–715.
- de Aguiar, M. A. M. et al. 2009. Global patterns of speciation and diversity. – Nature 460:384-387.
- Duivenvoorden, J. F. et al. 2002. Beta Diversity in Tropical Forests. - Science 295:636-637.
- Ferreira, L. V. 1997. Effects of flooding duration of species richness and floristic composition in three hectares in the Jaú National Park in floodplain forests in Central Amazonia. - Biodiversity Conservation 6:1353-1363.
- Ferreira, L. V. and Strohlgren, T. J. 1999. Effects of river level fluctuation on plant species richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in central Amazonia. - Oecologia. 120: 582-587.
- Ferreira, L. V. 2000. Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forests: implications for future design of protected areas. – Biodiversity and Conservation 9: 1–14.
- Ferreira, C. S. et al. 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sukuuba*: Effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. - Environmental and Experimental Botany 60: 477–483.
- Ferrier, S. et al. 2007. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. - Diversity and Distributions 13: 252–264.
- Foster, R. B. 1990. Long-Term Change in the successional forest community of the Rio Manu Floodplain. - In: Gentry, A.H. (Ed.) Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, pp 565-572.

- Goulding, M. et al. 2003. The Smithsonian atlas of the Amazon. - Smithsonian Books.
- Hubbell, S. P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. - Princeton University Press.
- Jabot, F. Et al. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and empirical test. - *Oikos* 117:1308-1320.
- Junk W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains. - In Nielsen L. B. et al.(eds) *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, pp. 47–64
- Kaliola, R. et al. 1991. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. - *Journal of Ecology* 79:877-901.
- Legendre, P. et al. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. - *Ecological Monographs* 75:435–450.
- Lomolino, M. V. et al. (eds) 2004. *Foundations of biogeography: classic papers with commentaries*. – The University of Chicago Press.
- Lomolino, M. V. et al. 2006. *Biogeography*. – Sinauer Associates, Inc.
- Parolin, P. et al. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. - *The Botanical Review* 70(3): 357-380.
- Parolin, P. et al. 2010. Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 105(1):129-139.
- Pires, J. M. and Prance, G. T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. - In Prance, G. T. and Lovejoy, T. E. (eds.) *Key environments: Amazonia*. Pergamon Press, pp. 109-145.
- Prance G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation - *Brittonia* 31:26-38.
- Salo, J, et al. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon Lowland Forest. - *Nature* 322: 254-258.
- Tuomisto, H. and Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different analysis methods. – *Ecology* 87:2697–2708.
- Tuomisto, H. Et al. 1995. Dissecting Amazonian Biodiversity. – *Science* 269:63-66.
- Terborgh, J. and Andresen, E. 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. - *Journal of Tropical Ecology*. 14:645-664.
- Wittmann, F. et al. 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. - *Journal of Tropical Ecology* 18:805–820.
- Wittmann, F. and Junk W. J.2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. - *Journal of Biogeography* 30:1533–1544.
- Wittmann, F. et al. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. - *Forest Ecology and Management*, 196, 199–212.
- Worbes M. et al. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. - *Journal of Vegetation Science* 3: 553-564.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. - *Oecologia* 130:1–14.

ANEXO I

Considerações e sugestões dos revisores do trabalho de conclusão

Revisão do Trabalho Escrito

Dra Ana Luisa M.K. Albernaz

1 – Pagina 9 “ (reveja Wittmann et al 2006 – eles testaram o efeito da distância na similaridade e avaliam que o efeito espacial é mais forte nas áreas com maior elevação. Eles atribuem a diferença ao fato das áreas mais baixas ficarem conectadas por água por mais tempo, facilitando a dispersão entre áreas).”

Diz que não está correto a citação do parágrafo de justificativa onde cito não haver estudos que testaram a equivalência ecológica entre as espécies e o efeito da distância geográfica. Sugere que eu releia o trabalho de Wittmann et al 2006.

É verdade o estudo de 2006 avalia o efeito da distância. É em escala continental/regional. E viu que o efeito da distância geográfica é maior entre as parcelas de várzea alta que entre as parcelas de várzea baixa.

Modifiquei o texto para citar corretamente a literatura. Temos um gráfico para se embasar. Mas é em outra escala de abordagem.

2-) Pagina 13. “não fica claro para que usou esse tratamento (rarefação), já que a função do alpha de Fisher é a mesma”

Pode ser sim bastante correlacionado mas são medidas diferentes. A rarefação me diz respeito a uma riqueza de espécies já o alpha uma relação entre a riqueza e a abundância relativa. Se bem que o alpha é praticamente riqueza.

Bom fiz trabalho a mais. Pode ser, se precisar escolher um prefiro o alpha à rarefação. Mesmo assim é mais intuitivo um valor para a contagem das espécies. Por isso usar os dois.

3 - Pagina 15 “referência? Quanto acima da média?” quer saber referência para a cheia de 2009.

Preciso ser mais preciso neste ponto. Antes de submeter devo realizar nova consulta ao ANA e fazer um cotograma p/ 100 anos e um para 2009. Em Manaus foram 2 m acima da media.

4 – Pagina 17 “de onde tirou essa conclusão? Qual a tabela-base entre profundidade e período de inundação se apoiou? Ela é para a região do estudo?”

Tirei o comentário que diz respeito a duração da inundação nas parcelas amostradas. É baseado em uma observação pessoal mas deixa dúvidas. Fica apenas que a profundidade de inundação variou entre 1 e 9 m.

5 - Em relação aos valores de alpha que eu relato.: esses números são mais compatíveis com os relatados em outros estudos- mas no resumo é relatado um valor de 85! Aparentemente corresponde a um valor para todas as amostras e não para amostras individuais.

É verdade apenas Urrego no Caqueta, tem um alpha para um conjunto de parcelas como o deste estudo. E ai ele é maior mesmo. Pois assume heterogeneidade de habitats e distância entre parcelas.

6- Pagina 20 “por que não usou o r-ajustado, uma vez que a amostra é pequena e usa mais de uma variável?”

Esta pergunta em relação ao modelo do NMDS mas veio depois da seguinte frase:
A partição da explicação do modelo linear múltiplo, que estima os valores do eixo NMDS, mostra que 86% da variação do modelo é explicada pela variação ambiental e pela variação ambiental partilhada com a variação no espaço geográfico
Aqui já está sendo particionado o valor do r e para usar o principio aditivo e particionar a variancia do modelo o procedimento é realizado com o valor do r não ajustado.

Para os modelos o r ajust e o r foram :

r^2 : 0.865 r^2_{adj} : 0.831

Usei o r para particionar a variação do modelo linear múltiplo. Se usar o r ajustado não estaria particionando a variação do modelo mas sim a variação estandarizada. Na verdade acredito que o principio aditivo utilizado para a partição se aplica apenas ao r e não ao r ajustado.

Então se posso usar o r adj a variância não explicada aumenta ~ 0.03 o padrão segue o mesmo. Não muda o que quero mostrar. Usei o r por ser o output do SAM. Acredito que seja o procedimento correto para particionar a variância.

Nos casos entre VA e VB os valores de r diminuem mais

VA : r^2 : 0.709 r^2_{adj} : 0.418

VB: r^2 : 0.803 r^2_{adj} : 0.684

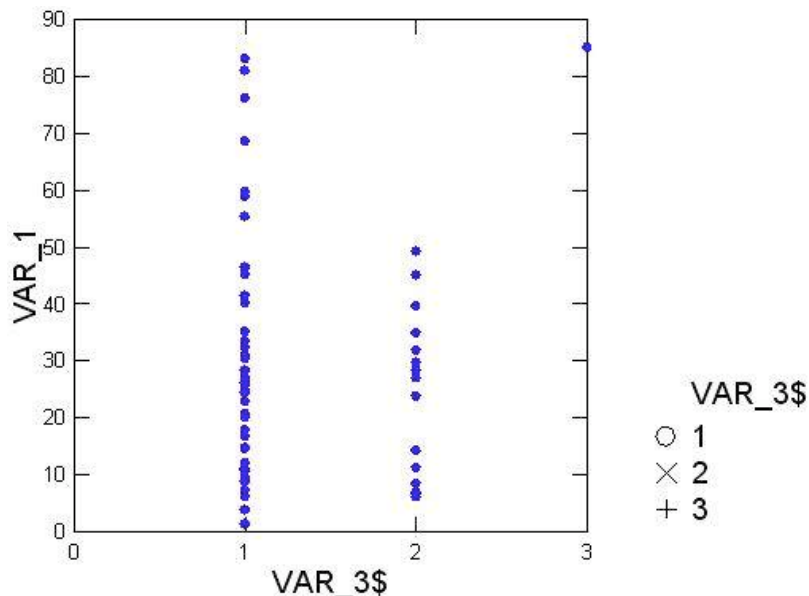
6- Pagina 23 - Vc testou isso? Com base em que faz a afirmação?

Realizei o modelo simples para abundância e área basal, não relato os valores mas na discussão uso a seguinte frase: Os atributos estruturais, a densidade de árvores e a área basal total de cada localidade amostral não variaram ao longo do gradiente de inundação. Mantive a frase na discussão e cito que foi testado, apresentar o r e p da regressão.

7- Se está no mesmo intervalo de valores, por que a considera alta?

Contexto: Neste estudo amostramos uma área de cinco hectares e registramos a ocorrência de 304 espécies de árvores, que pode representar até 1/3 da riqueza regional conhecida para florestas de várzea da Amazônia. O índice de diversidade α Fisher para cada uma das localidades amostrais desse estudo, variou entre 6 e 43. Estes valores são comparáveis com a variação na diversidade α Fisher (α Fisher entre 50 e 10) encontrados por Albernaz e colaboradores (2007) nas florestas de várzea alta ao longo de toda a calha do Solimões – Amazonas no Brasil e com aqueles encontrados por Wittmann e colaboradores (2006) para as várzeas amazônicas em geral. Estas comparações sugerem que a diversidade de árvores do baixo Purus é relativamente alta na escala local, ou seja, considerando parcelas individualmente. Considerando a diversidade amostrada pelo conjunto de parcelas apresentadas por Wittmann e colaboradores (2006), nossos dados apontam que a diversidade do baixo Purus é também alta em escala regional.

Ver gráfico:



var 1 são os valores de alpha 1) dos 44 inventários de várzea revisados em wittmann et al 2006
 2) são as 16 parcelas de 0.3 ha no piagaçu purus e 3) é o valor das 16 parcelas do purus combinado

Mantenho o parágrafo da discussão.

Talvez necessite me embasar melhor ainda.

8- Escrevi :A troca de espécies foi alta indicando heterogeneidade de composição florística entre localidades das florestas de várzea, assim como apontado em Terborgh e Andersen (1998), quando comparando a heterogeneidade florística entre as florestas aluviais e as florestas de terra firme na região Amazônica.

Comentário: “Essa interpretação não é de fato o que eles concluem!”

Os dois paragrafos em que me embasei em Terborgh e Andersen (1998)

“Otherwise, the flooded forests of different regions consistently show decreasing compositional similarity with distance and, in general, exhibit less mutual resemblance than terra firme forests.”

“The tree communities of inundated forests tend to resemble more closely those of terra firme forests within the same geographical region than they do the inundated forests of adjacent regions.”

98- Escreví: O aumento da dominância e a diminuição da raridade apontam para um aumento no potencial competitivo das espécies que ocupam os locais com maior tempo de inundação . O aumento do potencial competitivo pode levar à exclusão de espécies competitivamente inferiores nesses habitats. Os locais com menor número de espécies *singletons* também apresentaram alta dominância. Por exemplo, a espécie *Luehea cymulosa* representou 47% das

árvores amostradas em uma localidade, onde apenas duas espécies *singletons* foram encontradas.

Comentário de Ana Albernaz: a maioria dos autores considera o contrário - que a dominância pode ser atribuída à baixa competição, já que poucas espécies são tolerantes à inundaç o prolongada.

Merece discuss o detalhada. N o tenho dados para evid ncia direta. Pode ser ou n o. Ent o retirei o par grafo da discuss o.

Modifica o par grafo:

O aumento da domin ncia e a diminui o da raridade apontam para um aumento no potencial competitivo das esp cies que ocupam os locais com maior tempo de inunda o levando   exclus o de esp cies competitivamente inferiores nesses habitats. Os locais com menor n mero de esp cies *singletons* tamb m apresentaram alta domin ncia. Por exemplo, a esp cie *Luehea cymulosa* representou 47% das  rvores amostradas em uma localidade, onde apenas duas esp cies *singletons* foram encontradas.

Devo lembrar o par grafo que precede

Nas comunidades mais alagadas o processo de preenchimento de esp cies (*pre-emption model*) durante os est gios iniciais de sucess o,   possivelmente o processo ecol gico que mais influencia na riqueza local de esp cies (McGill et al. 2007). O n mero de esp cies que ocupam e participam da comunidade   bastante reduzido devido a limita es ocasionadas pela severidade ambiental (eg. cheias, secas e extrema incid ncia de radia o solar) e a maior capacidade competitiva das esp cies tolerantes a inunda o e que conseguem colonizar primeiro o ambiente.   medida que a profundidade de inunda o diminui ocorre a substitui o das esp cies, possivelmente pela redu o da for a de sele o ambiental. **O aumento da domin ncia e a diminui o da raridade apontam para um aumento no potencial competitivo das esp cies que ocupam os locais com maior tempo de inunda o levando   exclus o de esp cies competitivamente inferiores nesses habitats. Os locais com menor**

número de espécies *singletons* também apresentaram alta dominância. Por exemplo, a espécie *Luehea cymulosa* representou 47% das árvores amostradas em uma localidade, onde apenas duas espécies *singletons* foram encontradas.

Pra mim ainda acho que deveria manter o que está em negrito mas fica o comentário: a maioria dos autores considera o contrário - que a dominância pode ser atribuída à baixa competição, já que poucas espécies são tolerantes à inundação prolongada. (queria conhecer a maioria dos autores, já que a revisora não cita quem são).

Se a planta é mais especializada a um habitat então posso inferir que tem maior potencial competitivo?

9-*Maquira coriacea* :Comentário Ana Albernaz: Seria importante saber se essa espécie passou por uma avaliação de herbário ou de parobotânico. Isso porque nas publicações mais antigas do Mamirauá- inclusive o capítulo do livro que escrevi com Marcio Ayres, a muiratinga aparece como correspondente a essa espécie. No entanto, em coletas posteriores e verificação por especialista, a espécie de várzea foi confirmada como *Naucleopsis concinna*- que foi a mesma identificação fornecida pelo Zé Ramos para a muiratinga no Provárzea. Assim, se essa foi uma espécie determinada apenas pela correspondência relacionada ao nome vulgar, valeria a pena fazer uma verificação da espécie antes de submeter o trabalho para publicação.

Foi identificada por nome popular muiratinga e com comparação com o: Guia de 42 espécies Madeireiras da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – Tefé/AM. Brito, J.M. et al 2008. Infelizmente não realizei coleta desta espécie, no entanto procurarei realizar a coleta. Por hora mantenho como *Maquira*. Vale detalhamento e pesquisa antes de submeter. Achei o melhor comentário da revisão.



Maquira coriacea

Para ver *Naucleopsis concinna* ir ao link:

<<http://mbgserv18.mobot.org/djatoka/images/blank.gif>>

Revisão de Dr Ary Teixeira Oliveira Filho

1- Quanto a redação e erros de português: Foram realizadas as correções sugeridas. Peço desculpas pelos equívocos. Deveria ter realizado uma revisão textual antes de enviar aos revisores, no entanto acreditei que estaria tudo correto.

2 - Os princípios da NMDS são não paramétricos. Daí derivar distâncias entre amostras a partir dos scores de ordenação pode ser problemático porque estes tem um sentido mais ordinal (rank) do que de distância/dissimilaridade. Além disso, correlações paramétricas feitas com dados gerados em procedimento não paramétrico pode ser questionável. Consultem um estatístico.

Não há problema em utilizar os escores gerados pelo ordenamento NMDS em uma regressão linear. Os valores resultam em uma variável contínua e foram realizadas as verificações e avaliações da distribuição dos resíduos.

Revisão Dra. Pia Parolin

1 – Construir uma discussão generalistas vs especialistas. Acho um ponto interessante a se discutir apesar de ser uma categorização das espécies que depende muito de quem está classificando e de quais caracteres estão sendo utilizados para categorização. Talvez se encontrar alguma citação eu insira algo nesse sentido no item que discute as espécies indicadoras. Solução que necessita de certo tempo para formular um banco de dados com as características funcionais e fisiológicas de cada espécie. Sem maiores sugestões de modificações. As correções textuais foram acatadas.

Revisão da banca de Defesa Oral Pública

Revisão Dr. Alberto Vicentini

1- Página 8 linha 66. A dificuldade em compreender os fatores que determinam a estruturação da comunidade arbórea nas florestas tropicais está, em parte, relacionada ao fato da maioria das espécies de árvores ocorrerem em baixas densidades em um ecossistema com elevada heterogeneidade ambiental (Pitman et al. 2001).

Ou seja, está relacionada a própria diversidade ou ao baixo conhecimento que temos dela?

Acredito que a compreensão dos fatores que criam e mantêm a estrutura de comunidades passa tanto pela dificuldade de lidar com a grande diversidade de habitats e ambientes nas florestas tropicais, principalmente na procura de locais com condições ambientais semelhantes (difícilmente se encontram réplicas). O que leva até mesmo a formularem que as espécies de árvores tropicais estão adaptadas a heterogeneidade ambiental (ver. Pitman et al. 2001) e também ao baixo conhecimento que temos em relação a qual o conjunto de espécies que estamos trabalhando.. O que tem forte relação com a taxonomia e descrição de novas espécies, além da catalogação em herbários para possibilitar a padronização da definição de nossas unidades de análise – a espécie.

2- Página 13 linha 184. Utilizamos como base de comparação S_{rar} quando o número de indivíduos atingiu 100 árvores na parcela. Porque 100 ver fig 2 poderia ser maior?

Sim, poderia ser até 127 indivíduos. Foi calculado a riqueza rarefeita para 127 indivíduos e os resultados dos modelos se mostraram consistentes. Escolhi usar 100 indivíduos devido a curva de intervalo de confiança ter distribuição assimétrica ao longo da curva de acumulo de espécies. Apresentando maiores valores do intervalo de confiança no extremo do número de indivíduos de cada curva de acumulo de espécies.

3- Classificamos as parcelas amostradas em dois grupos: VA – floresta de várzea alta, aquelas parcelas com profundidade de inundação média < 5.0 m (n = 7 locais) e VB – floresta de várzea baixa, todas as parcelas com profundidade de inundação média ≥ 5.0 m (n = 9 locais) Porque isso foi feito. Não tinham os valores quantitativos para cada parcela?

A divisão de habitats foi utilizada para a análise de espécies indicadoras. Onde respondo a pergunta em relação a preferência das espécies por um habitat nas florestas de várzea?

Apenas é uma abordagem que tem embasamento na classificação das populações tradicionais, da comunidade científica e das árvores de classificação da análise de cluster. Algo para satisfazer o método de espécies indicadoras que permite abordar a questão levantada nos objetivos.

Talvez tenha restado muitas dúvidas. A questão da análise de espécies indicadoras e divisão entre habitats nas florestas de várzea serão revistas com mais calma antes de submeter o artigo. Inclusive com as sugestões dos membros da defesa durante a arguição.

4- Página 17 linha 203. Dois pares de localidades não partilharam nenhuma espécie e apresentaram $1 - C_{BC}$ igual a um. A troca de espécies ($1 - C_{BC}$) para o conjunto de parcelas de VB variou entre 0,45 e 0,98, já para o conjunto de parcelas de VA variou entre 0,58 e 0,82 (Figura 4).

VB e VA não indicados na figura. A mesma observação foi feita pela Dra. Veridiana V. Scudeller.

Não está indicado na figura pois a figura tem três classes de pares de parcela. VB vs VB; VA vs VA e VB vs VA.

Desta forma fica apenas a descrição escrita da amplitude dos valores encontrados de dissimilaridade $1 - C_{BC}$. Para os grupos principais de pares de parcelas.

5- Comentários que visam contribuir para a construção de uma discussão mais robusta. Serão trabalhados e entrarão no artigo antes da submissão ao periódico. Principalmente com relação aos fatores históricos que influenciam a diversidade. Aos cuidados com análise de espécies indicadoras. E ao aumento da abrangência do estudo e busca por generalizações através da comparação com outros estudos.

6- Pergunta Porque espécies indicadoras apenas é significativo para espécies muito abundantes. Seria um problema de amostragem?

Não acredito que seja um problema amostral. A análise de espécies indicadoras não sofre o efeito de tamanho amostral segundo Dufrene e Legendre 1997. O que define uma espécie indicadora é ela ocorrer com alta frequência relativa em um grupo de habitat e não em outro e além disso apresentar maiores abundâncias relativas no grupo de habitat que tem maior frequência de ocorrência. A questão deve ser em relação a forma que foi realizado a avaliação da significância estatística. Isto foi avaliado com aleatorização de monte carlo e acredito que estejam corretos os valores que lá estão apresentados. Talvez mais parcelas nos dessem imagens mais claras quanto a especialização das espécies. No entanto não acredito que tenha problemas

com tamanho amostral neste estudo. Com as informações que tenho em mãos posso dizer que nem todas as espécies mostraram uma preferência por um habitat. Ou seja elas podem distribuir-se por todo os dois habitats da floresta de várzea.

Revisão Dra. Veridiana V. Scudeller

1- Eu iniciaria postulando sobre essa possível homogeneidade da composição (sem interações e filtro) e depois afirmava que não é assim e então lançaria as possíveis respostas

Parágrafo primeiro Introdução Geral

Florestas tropicais abrigam alta diversidade de espécies de árvores por unidade de área. Nestas regiões, a diversidade de espécies varia, parcialmente, em função dos limites de dispersão (Hubbel 2001), filtros ambientais (Ferrier et al. 2007; Tuomisto and Roukolainen 2006) e filtros de interação (e.g., competição, predação, mutualismo) (Wright 2002). De maneira simplificada, pode-se dizer que se as espécies pudessem ocorrer em todos os locais, ou seja, se os limites de dispersão, filtros ambientais e filtro de interação tivessem pouca influência na diversidade, então diferentes locais exibiriam uma mesma composição. Estes locais teriam então o mesmo peso na manutenção da biodiversidade (Legendre et al. 2005).

É uma forma de abordar o assunto. Acredito que depende apenas da troca de ordem das frases no parágrafo inicial, porém acho que da forma que construí o parágrafo o leitor é capaz de entender o que estou abordando.

2- Então não basta ocorrer com 1 ind em cada parcela, tem que ter 1 ind/5ha? Em relação a definição de *singletons*

linha 197 - Calculamos o número de espécies únicas (*singletons*) de cada parcela utilizando a informação das espécies que ocorreram com apenas um indivíduo em todas as 16 parcelas amostradas.

Sim. Não basta ocorrer com um indivíduo em determinada parcela pois algumas espécies ocorrem com poucos indivíduos em uma parcela e em outra podem ocorrer com vários indivíduos. Assim selecionamos espécies únicas quando ocorriam com 1 ind/5ha. O que representa indivíduos que ocorreram em apenas uma parcela (6% de frequência de ocorrência). São 104 espécies no total.

3- Eu incluiria e pelo menos estar presente em 50% das parcelas, pois desse jeito, ela pode estar em apenas 1 parcela. Com relação a seguinte frase:

Consideramos todas as espécies com densidade $\geq 1 \text{ ind} * \text{ha}^{-1}$ na soma das parcelas como espécies comuns em escala de paisagem ($\sim 30 \text{ Km}^2$).

Não acho que caberia um segundo ponto de corte. A definição de espécies comuns com base em densidade $\geq 1 \text{ ind} * \text{ha}^{-1}$ esta embasada no trabalho de Pitmann e colaboradores 2001. E a questão de a espécie estar presente em apenas uma parcela é justamente o que pretendo avaliar em relação ao valor de indicação de preferência de habitat da espécie. Assim mantenho apenas o ponto de corte baseado na densidade da espécie estimada pela soma dos pontos amostrais.

4- Os indivíduos amostrados pertencem a 304 espécies de árvores (quantos gêneros e quantas famílias?).

Não acho que para o objetivo do estudo esta informação tenha relevância. Pretendo avaliar mais parcimoniosamente o material botânico e publicar uma listagem das espécies para a paisagem que estudei. Neste futuro estudo de cunho mais florístico acredito que esta informação tenha maior relevância.

Como estimativa foram 44 famílias e 135 gêneros. Devo lembrar que nem todo material foi identificado em espécie e ainda existem morfoespécies que estão como Família sp (eg. Lauraceae sp1; Myrtaceae sp3...). Isto é explicitado no texto.

5- A troca de espécies ($1-C_{BC}$) para o conjunto de parcelas de VB variou entre 0,45 e 0,98, já para o conjunto de parcelas de VA variou entre 0,58 e 0,82 (Figura 4)

Quando vc retirou as espécies amostradas com 1 ind vc retirou quantas espécies?
Retirei 104 espécies

Qual a distribuição geográfica desses pontos?
Depende, mais espécies únicas foram encontradas nas florestas de várzea alta. Como mostra o resultado do modelo de regressão simples para as espécies raras.

Você observou isso?
Observei que mesmo com cortes na matriz de abundância das espécies o padrão de dissimilaridade florística permaneceu o mesmo. Ou seja, quando calculei uma matriz de dissimilaridade com ou sem as espécies raras os valores e as avaliações de correlação e da análise de regressão múltipla com os valores do eixo NMDS permaneceram com resultados semelhantes.

6- Ainda assim os botânicos conseguem inverter esse índice quando se debruçam sobre o material para determina-lo! Ou seja, a gente trabalha com 70% ou mais determinação! Sugiro não destacar isso aqui, pois o foco não é determinação botânica!

Com relação ao parágrafo da discussão que aborda a falta de determinação das espécies as quais trabalhei.

Acho que o comentário tem sentido. No entanto, mantenho o parágrafo na dissertação pois é um ponto que me chamou muita a atenção e que pode sim ser um gargalo para a realização de pesquisas mais aplicadas com as árvores em florestas tropicais.

O parágrafo será excluído no artigo e dará espaço a uma maior discussão com outros estudos em florestas de várzea da Amazônia.

7- Tem muito mais para concluir!!!

Acho que conforme a discussão tenha sido fortalecida a conclusão tende a incorporar outros pontos do trabalho. No entanto, busquei fazer uma conclusão curta e que deixe a mensagem.

Revisao Dr. Jochen Schongart

Sugestões e comentários durante a argüição. Sem revisão no trabalho escrito. Os principais pontos são:

- 1- Generalizar os dados de profundidade de inundação. Ou seja, usar a media do pico de inundação para a série histórica do Purus para ter um calculo do quanto em media fica alagado por ano em cada parcela.

Acho uma ótima sugestão. O maior problema é a falta dos dados de cota na estação de Beruri durante 2009 que é o ano do estudo e serviria de base para correção. Assim que disponibilizado pela ANA então será calculado o valor de profundidade de inundação média.

- 2- Buscar referências de outros trabalhos de várzea acerca das espécies que lá ocorrem. E a maneira que é o regime sazonal do rio na região. Assim posso deixar a discussão mais robusta.

Tenho de rever a fundo a discussão do trabalho para deixar ele mais atrativo para a publicação. A discussão deve mudar profundamente até a submissão do artigo para o periódico e também durante as revisão propostas para o artigo.

- 3- Rever analise de espécies indicadoras e divisão VA/VB

Vai depender da disponibilidade de dados das estações telemétricas ao longo do rio Purus, principalmente em seu baixo curso. As analises de espécies indicadoras serão reavaliadas.

- 4- Ponderar sobre a sazonalidade.

Acho uma sugestão importante a medida que me ajuda a explicar a ocorrência de espécies das florestas aluviais em florestas mais secas.