

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

**Relação entre a tolerância de espécies arbóreas à inundação e sua  
distribuição em ecossistemas neotropicais**

**NATALIA DE CASTRO**

**Manaus, Amazonas**

**Outubro, 2014**

**NATALIA DE CASTRO**

**Relação entre a tolerância de espécies arbóreas à inundação e sua  
distribuição em ecossistemas neotropicais**

Orientador: Dr. Florian Wittmann

Coorientadora: Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade

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

**Manaus, Amazonas**

**Outubro, 2014**

C355 Castro, Natalia de  
Relação entre a tolerância de espécies arbóreas à inundaç o e sua  
distribuiç o em ecossistemas neotropicais / Natalia de Castro. ---  
Manaus: [s.n.], 2014.  
73 f. : il. color.

Dissertaç o (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2014.  
Orientador : Florian Wittmann.  
Coorientador : Maria Teresa Fernandez Piedade.  
 rea de concentraç o : Ecologia.

1.  rvores neotropicais. 2.  reas  midas. 3. Ecossistemas  
Amazonicos. I. T tulo.

CDD 634.979811

*A Selma de Castro, minha maior incentivadora,  
exemplo, orgulho e amor. A João e Maria in memoriam.*

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Dr. Florian Wittmann, a quem devo os maiores ensinamentos profissionais, que acreditou todo tempo em minha capacidade e me deu a grande oportunidade de crescer e realizar o grande sonho de conhecer e viver a Amazônia juntamente com a minha coorientadora Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade. Os dois grandes sábios sobre as Áreas Úmidas Amazônicas e de quem tenho muito orgulho de ter herdado um pedacinho do conhecimento.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) em especial a Coordenação do PPG-Ecologia, Dra. Flavia Costa e aos docentes do Programa que com muita paciência doam seu tempo e ensinamentos. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado.

Ao Grupo MAUA (Ecologia Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas) pelo apoio logístico e a todos as grandes histórias, estórias, amigos e lugares incríveis que tive o imenso prazer de agregar em minha vivência. Em especial agradeço ao Dr. Jochen Schongart, pelas boas conversas e ensinamentos, Carolina Freitas, Sejana A. Rosa e Bruno Cintra pela eterna ajuda. Ao Kelvin Uchoua, Celso Rabelo Costa e Lucia Costa e Leni (Mamirauá), pela grande paciência e cuidado de sempre comigo e todos os alunos e a todos os demais técnicos colaboradores, em especial ao Senhor José Lima parataxônomo que nos doa seus conhecimentos, sem eles nada disso seria possível.

Aos meus colegas da turma de mestrado em ecologia (2012), sou imensamente grata a toda alegria, medo, risos, muito choros, muitos risos, medos e muitos risos que podemos compartilhar nesses dois infinitos anos.

Aos meus amigos, seres lindos que a Amazônia compila em seus remansos, principalmente a Rafael L. Assis que me fez o convite para UMA expedição, aceitado prontamente e hoje ainda aqui estou. Ao Ramon Barros Baptista, meu grande companheiro e amigo. Ao Marcelo Santos Jr. por toda ajuda em momentos de desespero para ensinar e ajudar muito com as modelagens. As grande amigas, professoras, “mães” e “irmãs” Joana D’Arc, Aline Lopes, Catarina Jacovac, Adriane Moraes, Ana Andrade e ao Yuri Feitosa que sempre cuidaram de mim. À vocês eu devo muita coisa, sempre iluminando meu caminho,

sempre me levantando e principalmente apoiando. E aos amigos de Londrina que mesmo de longe, nunca deixaram de me apoiar, acreditar em mim e sentir saudades.

A minha família, a que eu escolhi, a que não existe igual, Tia Silvia, Shoraia, João e Sueli vocês são o exemplo e me deram tudo, muito grata principalmente por terem gerado meus primos, meus grandes irmãos, força e alicerces dessa caminhada, que agora já dão frutos. Ao Joaquim, por todo sorriso que mesmo distante faz com que a tia aguente firme por aqui. A nova família Mangialardo Romanos, obrigada pelo apoio. A Jurandi Canutto por cuidar de uma parte de mim enquanto estou longe. E a insuperável guerreira, minha mãe Selma de Castro, a pessoa mais forte, justa, honesta e honrada que conheci, a você eu devo tudo.

*“A verdadeira viagem de descobrimento não consiste em  
procurar novas paisagens, mas em ter novos olhos”.* **Marcel Proust**

## RESUMO

O presente trabalho investigou a distribuição Neotropical de espécies arbóreas de áreas alagáveis na Amazônia com a influência a tolerância de inundação. As questões subjacentes foram, (i) testar se as espécies arbóreas de áreas alagáveis da Amazônia de água branca e preta mostram diferentes padrões de distribuição em escala neotropical, (ii) e testar se a distribuição em macro-escala de espécies de árvores de inundação alta seria diferente de espécies de árvores de inundação baixa. Espécies indicadoras (IndVal) de 51 ha de inventários de várzea e de igapó realizadas pelo Grupo de Trabalho INPA/ MAUA foram selecionados e classificados em grupos de tolerância baixa e alta à inundação. A distribuição real das espécies foi analisada usando registros georreferenciados de herbários, coleções e inventários florísticos publicados. A distribuição potencial das espécies foi estimada utilizando modelos de nicho ecológico no programa MAXENT. Todas as espécies de árvores investigadas apresentaram distribuição neotropical, com concentração nas florestas tropicais e subtropicais ombrófilas úmidas. Uma espécie de árvore (*Guarea guidonia*) de várzea alta teve uma distribuição espacial mais ampla ao sul da região neotropical do que as espécies de árvores várzea baixa e de igapó, e uma espécie de várzea alta e uma de igapó baixo (respectivamente *Guarea guidonia* e *Hirtella racemosa*) tiveram distribuição mais ampla ao norte. Possivelmente a geomorfologia seria o principal fator para a preferência de habitat das espécies em várzeas amazônicas. A inundação não foi identificada como uma variável que diferencie a distribuição das espécies investigadas nesse trabalho. Porém, os fatores ambientais climáticos de precipitação e temperatura mostraram grande influência sendo bons indicadores para a distribuição dessas espécies em escala neotropical.

Palavra chave: Espécies Neotropicais; Várzea; Igapó; Áreas Úmidas; Ecossistemas Amazônicos.





## **ABSTRACT**

### **The relationship between flood-tolerance of Amazonian floodplain tree species and their distributions in neotropical ecosystems**

The present study investigated the Neotropical distribution of groups of Amazonian floodplain tree species of contrasting flood-tolerance. The underlying question was to test if tree species of Amazonian white- and black-water floodplains show different distribution patterns at the neotropical scale, and to test whether macro-scale distributions of tree species growing at higher levels in seasonally inundated habitats differ from those growing lower levels. Indicator species (IndVal) from several várzea and igapó inventories performed by the INPA/MAUA Working Group were selected, and classified into groups of low and high flood tolerance. The actual distributions of the species were analyzed using georeferenced records from herbarium collections and published floristic inventories. The potential species distributions were estimated using ecological niche modeling in MAXENT software. All investigated tree species showed neotropical distributions with concentration in tropical and subtropical moist broadleaf forests. High várzea tree species had wider spatial distributions than low várzea and igapó tree species for the south Neotropical region, and the same high várzea species one more low igapó tree species had wider distribution to the north. Geomorphology could be the main factor in habitat preference of the species in Amazonian floodplains.

## SUMARIO

RESUMO.....	xv
ABSTRACT.....	xvi
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
OBJETIVOS.....	9
Objetivo Geral.....	9
Objetivos Específicos.....	9
CAPÍTULO 1: Relação da tolerância de espécies arbóreas à inundação com sua distribuição em ecossistemas neotropicais. ....	10
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30

## INTRODUÇÃO

A Amazônia é reconhecida por abrigar a maior floresta tropical existente e possuir o equivalente a um terço das florestas tropicais úmidas do mundo. Além disso, este bioma contém uma diversidade de ecossistemas que incluem, principalmente, florestas de terra firme, campos abertos, cerrados e florestas alagáveis (IBGE, 2011), estas últimas como parte das extensas áreas úmidas (AUs) amazônicas (Junk et al., 2011). Estima-se que 25-30% dos 7 milhões de quilômetros quadrados que compõem a bacia amazônica possam ser classificados como áreas úmidas (Melack & Hess, 2010; Junk et al., 2011).

As áreas úmidas abrangem diferentes comunidades vegetais, como os mangues, savanas, pântanos, várzeas e igapós (Junk et al., 2011) e possuem diversas definições (Mitsch & Gosselink 2000), contudo, no Brasil, até recentemente não havia ainda uma definição para este termo, o que dificultava tanto uma delimitação correta, quanto as bases para a definição de uma legislação específica para sua proteção e uso racional. Diante dessa lacuna, um grupo de cientistas estudando áreas úmidas propôs a seguinte definição para as AUs brasileiras:

*Ecossistemas na interface entre ambientes terrestres e aquáticos, continentais ou costeiros, naturais ou artificiais, permanentemente ou periodicamente inundados por águas rasas ou com solos encharcados, doces, salobras ou salgadas, com comunidades de plantas e animais adaptadas à sua dinâmica hídrica* (Junk et al., 2013).

Um importante ecossistema pertencente às áreas úmidas são as planícies alagáveis Amazônicas, ambientes sujeitos a uma fase aquática e uma fase terrestre ao longo do ano como consequência dos pulsos de inundação (Junk et al., 1989), que é a característica mais singular destas áreas, além de uma grande força controladora da biota (Junk et al., 1989). Este evento ocorre anualmente e ocasiona uma variação no nível dos rios com um período de águas baixas (fase terrestre) e um período de águas altas (fase aquática) (Junk et al., 1989). A amplitude média da inundação na Amazônia Central é de 10 m, embora esse valor possa variar ao longo dos anos. Seu padrão é regular, de tal forma que as fases aquáticas e terrestres são previsíveis, com o pico da cheia ocorrendo próximo ao mês de julho e o pico da seca próximo a novembro, na Amazônia Central. (Junk et al., 1997).

Ao longo da bacia amazônica as áreas alagáveis podem variar de acordo com a amplitude, previsibilidade, frequência e fonte de alagamento. Áreas alagáveis presentes em grandes depressões ou em áreas insuficientemente drenadas são periodicamente inundadas durante a estação chuvosa, sendo caracterizadas por um pulso monomodal previsível e uma pequena amplitude de inundação. Por outro lado, as áreas alagadas ao longo dos pequenos rios e igarapés são caracterizadas por um pulso de inundação imprevisível polimodal. Mangues e pântanos localizados na costa apresentam, por sua vez, um pulso de inundação previsível e polimodal, resultante da influência das marés. Finalmente, as áreas alagadas pelo extravasamento lateral de grandes rios são caracterizadas por um pulso de inundação monomodal previsível e com uma grande amplitude de inundação (Junk et al., 1989; Junk & Piedade, 1997).

As planícies alagáveis amazônicas cobrem uma extensa superfície de aproximadamente 400,000 km<sup>2</sup> (Melack & Hess, 2010; Junk et al., 2011), regulando naturalmente o fluxo de água, a precipitação, o regime de inundação, o clima local e a qualidade da água, além de protegerem as margens contra a erosão e oferecerem proteção, comida e abrigo a fauna aquática e terrestre (Junk et al. 1989, 2011; Wittmann, 2012). Estes ambientes podem ser classificados em dois grandes grupos, conforme suas características físico-químicas: as várzeas, periodicamente inundadas por rios de água branca (Solimões, Purus, Madeira) e os igapós, periodicamente inundados por rios de água preta ou clara (Negro, Tapajós e Xingu) (Sioli, 1975, 1984; Prance, 1979).

As várzeas ocupam a maior parte das áreas alagáveis, cerca de 300.000 km<sup>2</sup>, e representam um dos ecossistemas mais produtivos do bioma amazônico, fornecendo regularmente o aporte de matéria orgânica para os rios, oriunda da elevada produtividade vegetal e sedimentação rica em nutrientes (Sioli, 1975; Prance, 1979; Melack & Hess, 2010). Os rios de águas brancas da várzea possuem essa coloração por sua origem andina e pré andina, carreando uma alta carga de sedimentos resultantes dos processos erosivos (Sioli, 1968), podendo ser a várzea desses rios considerada uma extensão geoquímica dos Andes (Fittkau et al., 1975). Devido a alta carga de sedimentos depositados ao longo das margens, canais, diques, lagos e depressões ao longo da bacia, os rios de água branca formam sistemas altamente dinâmicos e de alta produtividade, cujos canais migram constantemente, criando assim uma grande variedade de microhabitats florestais (Sioli, 1968; Salo et al. 1986, Kalliola et al., 1991, Peixoto et al., 2009).

Por outro lado, as áreas de igapó cobrem aproximadamente 118.000 km<sup>2</sup> (Melack & Hass, 2010) das áreas alagáveis e ocorrem ao longo dos rios que drenam os escudos Paleozóicos e/ou Pré-Cambrianos das Guianas (N) e do Brasil Central (S), bem como os sedimentos do Cretáceo da Amazônia (Junk, 1989; Wittmann et al., 2010). Suas águas podem ser pretas (Rio Negro) ou claras (Rios Tapajós e Xingu). Estes rios carregam baixas cargas de matéria em suspensão por terem processos erosivos pouco intensos em suas nascentes, resultando em uma escassez de nutrientes. Além disso, nos igapós de águas pretas, a alta produção de carbono orgânico dissolvido e substâncias húmicas oriundas da decomposição do material orgânico fornecido pela floresta pluvial, aliadas à falta de cálcio e magnésio, conduzem a níveis baixíssimos de pH e à coloração escura da água (Sioli, 1975; Prance, 1979). Quando comparado com a dinâmica hidro-geomorfológica das várzeas, os igapós formam habitats relativamente estáveis, de baixa produtividade e quimicamente pobres (Janzen, 1974; Sioli, 1975; Junk, 1989; Wittmann et al., 2010).

### **Estrutura e Composição Florística das Florestas Alagáveis da Amazônia**

As florestas alagáveis estão presentes na maioria dos continentes, sendo particularmente importantes, nas regiões tropicais, para o desenvolvimento e manutenção da biodiversidade (Gopal et al., 2000). As florestas alagáveis da Amazônia apresentam, geralmente, menor riqueza de espécies em relação às áreas vizinhas não alagáveis em escalas locais e regionais (Junk, 1989). Essa riqueza, bem como a distribuição das espécies, está relacionada, principalmente, com a idade de colonização da floresta e com o gradiente de inundação (Ayres, 1993), já que a amplitude da coluna de água e o tempo de duração da inundação influenciam as estratégias ecofisiológicas das plantas, exigindo-lhes adaptações específicas, especialmente aquelas necessárias para suportar as condições hipóxicas periódicas e seus distúrbios associados (Junk, 1989). Desta forma, a tolerância das plantas amazônicas à inundação resulta de inúmeros mecanismos de adaptação (Scarano et al., 1994, 1998; Piedade et al., 2010), de maneira que as espécies que toleram o encharcamento prolongado, ou até a submersão total, se estabelecem nas cotas mais baixas, inundadas por até 210 dias por ano, enquanto as espécies menos tolerantes são restritas a cotas mais altas, na transição com a terra firme, inundadas por períodos mais curtos (Junk, 1989; Ferreira, 2000).

As florestas alagáveis amazônicas podem ser divididas em dois habitats de acordo com seu regime de inundação média, como descrito para o igapó de águas pretas por Adis (1984), e para as florestas de várzea por Wittmann et al. (2002). As florestas de várzea baixa são influenciadas por inundações médias que variam de 3 a 7,5m de altura (correspondente a um período de inundação média de 50-230 dias no ano<sup>-1</sup>), enquanto na várzea alta estes limites não ultrapassam os 3 metros (média <50 dias no ano<sup>-1</sup>) (Wittmann, 2012). A composição e estruturação das espécies de várzea baixa dependem primariamente do estágio sucessional das florestas, enquanto a restrição no número de espécies de várzea baixa se dá, principalmente, em função dos impactos causados pelas inundações altas e prolongadas (Wittmann et al., 2002). Os efeitos moderados das inundações na várzea alta podem fazer com que muitas espécies de terra firme de áreas adjacentes se estabeleçam nestes habitats. Desta maneira, a riqueza de espécies em florestas de várzea alta pode chegar a 150 espécies por hectare (DAP  $\geq$  10 cm), valores bastante similares aos encontrados em áreas de terra firme (Ribeiro et al., 1999; Wittmann et al., 2002). Além disso, enquanto nas florestas de várzea alta a dissimilaridade florística aumenta significativamente com a distância, aquelas da várzea baixa podem apresentar alta similaridade ao longo de grandes distâncias geográficas (Wittmann et al., 2002). Com isso, as regiões de várzea alta parecem ser uma importante zona de transição para a migração lateral de espécies de terra firme para áreas alagáveis, contribuindo para a alta riqueza destes ecossistemas. Por outro lado, a grande distância de dispersão entre muitas espécies da várzea baixa contribui para a baixa riqueza nas áreas mais afetadas pela profundidade da inundação (Wittmann et al., 2002).

Apenas algumas poucas espécies de árvores ocorrem ao longo de todo o gradiente de inundação em várzeas e igapós. Nas várzeas, por exemplo, aproximadamente 17,5% de todas as espécies de árvores ocorrem na várzea alta e baixa, sendo que a maioria é restrita a pequenas amplitudes topográficas (Wittmann et al., 2002; Parolin & Wittmann, 2010). Em igapós, estudos verificaram a nítida substituição de comunidades ao longo da topossequência, como resposta às variações no número de dias de alagação e às modificações na textura do solo, que se torna mais compacto em direção às porções mais elevadas (Parolin et al., 2004; Piedade et al., 2005). As árvores que se estabelecem em locais altamente inundados são, portanto, espécies pioneiras que exigem luminosidade alta, possuem capacidade de reprodução vegetativa e alta adaptação a períodos prolongados de inundação (Worbes et al., 1992; Parolin et al., 2002; Wittmann & Parolin, 2005). As espécies pioneiras apresentam crescimento relativamente rápido e ciclos de vida relativamente curtos (Worbes et al., 1992;

Parolin et al., 2002). Estas árvores pioneiras modificam as condições ambientais locais onde se estabeleceram de forma que elas mesmas não serão mais capazes de colonizar tal ambiente, porém elas facilitam o estabelecimento de espécies de estágios sucessionais tardios (Wittmann et al., 2010).

### **As Adaptações das Plantas de Florestas Alagáveis Amazônicas**

As condições físico-químicas nos ecossistemas inundados periodicamente fazem com que a biota responda por meio de adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, produzindo uma estruturação característica das comunidades destes ecossistemas em função dessas estratégias (Junk et al., 1989).

As principais condições naturais limitantes ao estabelecimento de plantas nas áreas alagáveis são as baixas concentrações de oxigênio (Kozłowski, 1984), as altas taxas de sedimentação (Ewing, 1996), as altas temperaturas nos corpos de água (Furch & Junk, 1997), os longos e ininterruptos períodos de alagamento (Junk, 1989), as rápidas mudanças no nível da água (Parolin, 2009) e a limitada penetração de luz (Jackson & Colmer 2005; Parolin, 2009). Além disso, a tensão mecânica, a dinâmica, as correntes e o poder da erosão no sistema de drenagem podem danificar mecanicamente árvores e impedir o estabelecimento das plântulas (Parolin, 2009).

As adaptações da vegetação arbórea de áreas alagáveis às condições ambientais peculiares desses ambientes já foram motivo de várias publicações (Junk, 1997; Wittmann & Parolin, 1999; Parolin, 2002; Schöngart et al., 2002; Piedade et al., 2010; Parolin et al., 2012; Wittmann, 2012). Sabe-se que as condições anaeróbicas da fase de alagamento podem conduzir uma diminuição da atividade metabólica na raiz (Schöngart et al., 2002), levando à deficiência de água na copa (Worbes, 1997) e subsequente perda de folhas (Adis et al., 1979; Ayres, 1993; Wittmann & Parolin, 1999; Schöngart, 2002), que resultam em uma dormência cambial e na formação de anéis anuais na madeira (Worbes, 1985; Schöngart et al., 2002). Estudos (Schöngart et al., 2002; Piedade et al., 2005; Parolin et al., 2004) mostram que a maioria das espécies arbóreas de áreas alagáveis apresenta o pico de floração e frutificação em diferentes períodos da fase aquática, o que favorece os mecanismos de dispersão como preponderantes para a vegetação dessas áreas, a ictiocoria e a hidrocoria (Gottsberger 1978, Kubitzki & Ziburski 1994). Observaram também, que todas estas espécies apresentam uma



sazonalidade anual distinta de crescimento em diâmetro, apresentando altas taxas de incremento de biomassa durante a fase terrestre e redução ou até paralisação no incremento diamétrico na primeira metade da fase aquática, indicando uma dormência cambial de pelo menos dois meses entre abril e agosto. Algumas espécies, porém, são perenifólias e realizam alterações morfológicas nas folhas para facilitar a fotossíntese mesmo na fase de submersão total (Parolin, 2009).

Com relação às adaptações morfológicas, uma das principais estratégias observadas foi o desenvolvimento de aerênquimas nas raízes e caules que permitem a difusão de oxigênio das partes aéreas da planta para as raízes (Jackson & Armstrong, 1999; Piedade et al., 2010). Relacionada ao transporte de gases, a formação de barreiras suberizadas e lignificadas na exoderme ajusta o transporte de solutos e gases dentro e fora das raízes (De Simone et al., 2003). O desenvolvimento de raízes adventícias na camada mais oxigenada da superfície da água, juntamente com a hipertrofia das lenticelas na parte emersa do caule, facilitam a oxigenação na raiz e no caule (Piedade et al., 2010; Parolin, 2012), havendo ainda um favorecimento na formação de nódulos de fixação de nitrogênio na raiz (Moreira et al., 1992).

A fase aquática é extremamente importante para a distribuição de árvores nas áreas alagáveis. As espécies com síndromes de dispersão de sementes por hidrocoria e ictiocoria (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980; Moegenburg, 2002; Mannheimer et al., 2003; Piedade et al., 2005, 2006) apresentam uma estreita correlação entre o tempo de inundação e a maturação dos frutos (Parolin et al., 2002). Além disso, as árvores possuem adaptações tais como a alta capacidade de rebrotamento após danos causados por apodrecimento ou lesão mecânica (Parolin et al., 2004) e extrema tolerância a submersão e dormência das sementes (Piedade et al., 2005, 2006; Parolin, 2012). Apesar da quebra dessa dormência acontecer imediatamente após o período de submersão em algumas espécies, ainda não está claro se a submersão é diretamente responsável pela inibição da germinação das sementes (Parolin et al., 2004). Por fim, algumas espécies de árvores são capazes de emitir radícula ou mesmo germinar quando estão flutuando ou ainda submersas (Ferreira, 2002; Parolin & Junk, 2002; Scarano et al., 2003; Oliveira Wittmann et al., 2007, 2010).

## **O uso de escalas nos estudos florestais amazônicos**

A imensa variedade de habitats e condições ambientais, combinados com a alta diversidade de espécies e respostas adaptativas apresentadas pelas árvores ao alagamento faz com que as florestas de várzea e igapó sejam consideradas ambientes de elevado endemismo (Prance, 1979; Junk, 2000; Wittmann et al., 2010). No entanto, estudos comparativos apontaram uma alta similaridade florística entre florestas de várzea, igapó (Ferreira, 1997; Worbes, 1997) e terra firme (Prance, 1979; Terborgh & Andresen, 1998; Pitman et al., 1999; Wittmann et al., 2006), além de alta similaridade também entre a várzea amazônica e outros biomas neotropicais, como a várzea do Orinoco (Godoy et al., 1999), o Pantanal (Junk et al., 2006) e as savanas neotropicais (Kubitzki, 1989; Prance, 1992; Worbes, 1997).

As investigações em relação ao grau de endemismo de espécies arbóreas em ecossistemas na Amazônia são raras (Wittmann et al. 2013). A maioria das conclusões sobre a ocorrência de espécies de árvores endêmicas é especulativa e carece de comparações fitogeográficas (Wittmann, 2012). No entanto, a quantidade de espécies endêmicas é um parâmetro fundamental para a classificação de ecótipos, bem como para a definição de prioridades de conservação (Myers et al., 2000; Olson & Dinerstein, 2002; Silva et al., 2005). Além disso, a estimativa do grau de endemismo pode contribuir substancialmente para a interpretação da evolução da paisagem e flora desde o passado até os tempos recentes (Wittmann 2012).

Sendo que a distribuição de espécies de plantas pode ser influenciada por condições ambientais, incluindo luz, fatores edáficos, topografia, clima, e condições hidrológicas (Newton et al., 2012), e que essas variáveis ambientais exercem diferentes graus de influência em diferentes escalas espaciais (Willis & Whittaker, 2002), os estudos da distribuição de espécies devem ser feitos em diferentes escalas. A distribuição de espécies em uma escala regional pode ser determinada por parâmetros climáticos ou limites geográficos (Newton et al., 2012), enquanto que a distribuição em um nível de paisagem pode ser influenciada por restrições edáficas ou hidrológicas entre outras (Haugaasen & Peres, 2006). Em contraste, os padrões locais de distribuição podem ser ditados por pequenos gradientes de topografia e perturbações naturais, tais como clareiras formadas pela queda de árvores (Valencia et al., 2004), ou por meio de padrões espaciais de recrutamento e mortalidade (Hutchings, 1997).

Historicamente tem havido um interesse considerável na distribuição espacial das plantas ao longo de uma diversidade de escalas (Erickson, 1945; Forman, 1964), em conjunto com os fatores ambientais e demográficos determinantes destes padrões (Hutchings, 1997). Ao longo do tempo as mudanças ambientais interferem na distribuição das espécies, pois a ocorrência de uma espécie não está associada somente às características atuais do ambiente, mas também aos eventos de mobilidade, exclusão e ingresso de populações, que ocorreram em resposta a mudanças de fatores físicos e edáficos ao longo do tempo histórico e geológico, e que afetam o ciclo de vida dos organismos (Sculthorpe, 1967; Junk et al., 1989).

As interações entre as comunidades e seu ambiente físico e entre os próprios organismos, que ocorrem em diferentes escalas espaciais e temporais, dão origem a padrões espaciais que precisam ser avaliados para melhor compreensão dos processos de estruturação dessas comunidades (Borcard et al., 2004). Os estudos de distribuição de espécies contribuem para o entendimento da geração e distribuição da alta diversidade amazônica, sendo importantes por contribuírem ao entendimento da evolução desse bioma, por embasarem estudos de conservação, e permitirem o cálculo de distribuição, bem como para avaliar formas de risco ambiental (Dormann et al., 2007). Portanto, estudar a distribuição de espécies em diferentes escalas espaciais permitirá compreender melhor a variação na densidade e distribuição espacial das espécies melhor adaptadas à submersão em macro-regiões não alagáveis. Essas escalas espaciais podem oferecer oportunidades para explorar e comparar diversos padrões de densidade, distribuição e agregação (Newton et al., 2012), e poderão elucidar os mecanismos de adaptação e especiação da flora de diferentes ecossistemas amazônicos e, conseqüentemente, de seu conjunto.

## **OBJETIVO GERAL**

Determinar se o grau de tolerância de espécies adaptadas à inundação periódica limita sua macro-distribuição espacial.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- (1) Avaliar como diferentes distribuições de espécies arbóreas de áreas alagáveis se relacionam com diferentes níveis de adaptabilidade a inundações periódicas;
- (2) Investigar os padrões de distribuição da abundância das espécies consideradas indicadoras para inundações altas e baixas;
- (3) Determinar se a distribuição das espécies está relacionada com os parâmetros ambientais, índice topográfico composto, declividade, produção primária líquida, temperatura média anual, precipitação anual e cota de inundação;

**ARTIGO**

---

Castro, N., Lopes, A., Piedade, M.T.F., Wittmann, F. Relação da tolerância de espécies arbóreas à inundação com sua distribuição em ecossistemas neotropicais (Manuscrito formatado para *Acta Amazonica*)

## **Tolerância de espécies arbóreas à inundação e sua distribuição em ecossistemas neotropicais**

Natalia de Castro<sup>1\*</sup>: nataliadcastro@hotmail.com

Aline Lopes<sup>1</sup>: alopesmga@gmail.com

Maria Teresa Fernandez Piedade<sup>2</sup>: maitepp@inpa.gov.br

Florian Wittmann<sup>3</sup>: f-wittmann@web.de

1. Pós-graduação em Ecologia Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Grupo MAUA. Av. André Araújo 2936, 69083-000 Manaus, AM, Brasil
2. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, CDAM/Grupo MAUA. Av. André Araújo 2936, 69083-000 Manaus, AM, Brasil
3. Max Planck Institute for Chemistry, Otto-Hahn Weg 1, 55128 Mainz - Germany

## **Tolerância de espécies arbóreas à inundação e sua distribuição em ecossistemas neotropicais**

### **Resumo**

O presente estudo investigou a distribuição neotropical de grupos de espécies arbóreas de áreas alagáveis na Amazônia contrastando com tolerância de inundação. A questão subjacente era testar se as espécies arbóreas de áreas alagáveis da Amazônia de água branca e preta mostram diferentes padrões de distribuição em escala neotropical, e testar se a distribuição de macro-escala de espécies de árvores de inundação alta seria diferente da de espécies de árvores de inundação baixa. Espécies indicadoras (IndVal) de 51h inventários de várzea e de igapó realizadas pelo Grupo de Trabalho INPA/ MAUA foram selecionados e classificados em grupos de tolerância baixa e alta inundação. A distribuição real das espécies foi analisada usando registros georreferenciados de

herbários coleções e inventários florísticos publicados. A distribuição potencial das espécies foi estimada utilizando modelos de nicho ecológico no programa MAXENT. Todas as espécies de árvores investigados apresentaram distribuição neotropical, com concentração nas florestas tropicais e subtropicais ombrófilas úmidas. Uma espécie de árvore (*Guarea guidonia*) de várzea alta teve uma distribuição espacial mais ampla ao sul da região neotropical do que as espécies de árvores várzea baixa e de igapó, e uma espécie de várzea alta e uma de igapó baixo (respectivamente *Guarea guidonia* e *Hirtella racemosa*) tiveram distribuição mais ampla ao norte. Possivelmente a geomorfologia seria o principal fator para a preferência de habitat das espécies em várzeas amazônicas. A inundação não foi identificada como uma variável que diferencie a distribuição das espécies investigadas nesse trabalho. Porém, os fatores ambientais climáticos de precipitação e temperatura mostraram grande influência sendo bons indicadores para a distribuição dessas espécies em escala neotropical.

Palavra chave: Neotrópico; Áreas Úmidas; Amazônia.

## **Abstract**

### **Relationship between the flood-tolerance of Amazonian floodplain tree species and its distribution in Neotropical ecosystems**

The present study investigated the Neotropical distribution of groups of Amazonian floodplain tree species of contrasting flood-tolerance. The underlying question was to test if tree species of Amazonian white- and black-water floodplains show different distribution patterns at the neotropical scale, and to test if macro-scale distribution of highly inundated tree species differ from that of low inundated tree species. Indicator species (IndVal) from several várzea and igapó inventories performed by the INPA/MAUA Working Group were selected, and classified into groups of low and high flood tolerance. The actual distribution of the species was analyzed using georeferenced records from herbaria collections and



published floristic inventories. The potential species distribution was estimated using ecological niche modeling in MAXENT software. All investigated tree species showed neotropical distribution with concentration in tropical and subtropical moist broadleaf forests. High várzea tree species had spatial distribution wider than low várzea and igapó tree species for the south region of the Neotropics, and the same high várzea species one more low igapó tree species had wider distribution to the north. Possibly the geomorphology would be the main factor in habitat preference of the species in Amazonian floodplains.

Keyword: Neotropics; Wetlands; Amazon.

## **Introdução**

As planícies alagáveis Amazônicas são áreas úmidas sujeitas a uma fase aquática e uma fase terrestre ao longo do ano como consequência do pulso de inundação (Junk *et al.* 1989), que é a grande força controladora da biota nesses ecossistemas (Junk *et al.* 1989). Elas cobrem uma extensa superfície de aproximadamente 400,000 km<sup>2</sup> (Melack e Hess 2010; Junk *et al.* 2011) e são classificadas conforme suas características físico-químicas em as várzeas, e os igapós (Sioli 1975, 1984; Prance 1979). As várzeas ocupam a maior área e são mais produtivas com aporte de matéria orgânica para os rios oriunda da elevada produtividade vegetal e sedimentos ricos em nutrientes (Sioli 1975; Prance 1979; Melack e Hess 2010). Os igapós possuem baixas cargas de material em suspensão e ocorrem ao longo dos rios que drenam os escudos Paleozóicos e/ou Pré-Cambrianos das Guianas e do Brasil Central, bem como os sedimentos do Cretáceo da Amazônia (Junk 1989; Wittmann *et al.* 2010).

A distribuição das espécies nestes ambientes está relacionada com a idade de colonização da floresta e o gradiente de inundação (Ayres 1993). A amplitude da coluna de água e o tempo de inundação influenciam as estratégias ecofisiológicas das plantas em adaptações específicas para suportar as condições hipóxicas periódicas e seus distúrbios associados (Junk 1989). A tolerância das plantas amazônicas à inundação resulta de mecanismos de adaptação (Scarano *et al.* 1994, 1998; Piedade *et al.* 2010) para suportar do encharcamento prolongado até a submersão total, onde há espécies que se estabelecem em cotas baixas (inundado até 210 dias/ano) e outras menos tolerantes restritas a cotas mais altas com inundação por períodos mais curtos (Junk 1989; Ferreira 2000). Em recente estudo Ter

Steege *et al.* (2013) afirma que apesar dos esforços científicos na realização de inventários arbóreos nas últimas décadas terem ajudado a melhorar a compreensão dos padrões regionais de escala de distribuição e abundância das comunidades de árvores amazônicas, ainda são escassos os avanços semelhantes à escala de toda a bacia.

Wittmann *et al.* (2013) afirmam que cerca de 90% das espécies de várzea, tolerantes a inundação, ocorrem também em outros ecossistemas neotropicais, compartilhando espécies com áreas amazônicas de terra firme (74,4%), seguida pela América Central (34%), Mata Atlântica (19,9%), Savanas (11,8%), e Ilhas do Caribe (11,6%). A distribuição de espécies de plantas pode ser influenciada por condições ambientais (Newton *et al.* 2012), as quais exercem diferentes graus de influência em diferentes escalas espaciais (Willis e Whittaker 2002). Ainda há uma carência de informações sobre como as espécies de áreas alagáveis se distribuem em macro escala e se as adaptações tem como consequência a diminuição da área de distribuição. Neste estudo investigamos a macro distribuição de espécies arbóreas com diferentes graus de adaptabilidade ao alagamento para detectar se e como estes padrões influenciam sua distribuição em macro escala.

## **Material e Métodos**

### **Base de dados da Amazônia**

O conjunto de dados utilizado para o levantamento inicial das espécies foi o banco de dados do Grupo MAUA (Ecologia, monitoramento e uso sustentável de áreas úmidas), com 15 inventários realizados em florestas de áreas alagáveis nos ecossistemas de várzea e igapó na Amazônia Central, no período de 1999 a 2013, totalizando 51 ha (Tabela 1).

Os inventários utilizados levaram em consideração todos os indivíduos com diâmetro a altura do peito (DAP)  $\geq 10$  cm, os quais foram marcados em 16 parcelas por hectare subdivididas em quadrantes de 25x25 m. As espécies foram identificadas em campo por um parataxônomo e, posteriormente, as identificações foram comparadas no herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, sendo o material depositado neste mesmo herbário.

### **Base de dados da macrorregião**

Para comparar a distribuição das espécies, além dos inventários do Grupo MAUA, foram também utilizadas outras fontes de bancos de dados, como herbários com acesso públicos disponíveis (MOBOT - Missouri Botanical Garden, Species Link e GBIF - Global Biodiversity Information Facility) e 123 publicações científicas listadas na Tabela 3. Os nomes de espécies foram verificados em diferentes bases, entre as mais importantes o

(MOBOT - Missouri Botanical Garden, Jardim Botânico de Nova York – NY, GBIF Global Biodiversity Information Facility e o Museu Nacional de História Natural de Paris). As espécies não identificadas e não documentadas nestes bancos de dados foram excluídas, e as espécies sinônimas tratadas sob o nome atual, além da verificação do nome em vigor das famílias que constam Angiosperm Phylogeny Group – APG III.

### **Espécies indicadoras**

As espécies eleitas para o estudo foram escolhidas através do Índice de Espécies Indicadoras (IndVal) (Dufrene e Legendre, 1997). Este método combina o grau de especificidade de uma determinada espécie para um status ecológico, por exemplo, tipo de habitat e sua fidelidade dentro do status, medida através da sua percentagem de ocorrência (McGeoch *et al.* 2002). O IndVal foi obtido através da equação:  $IndVal_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$ , onde:  $A_{ij}$  é a fidelidade, ou seja, a proporção de indivíduos da espécie  $i$  que estão na classe  $j$ ;  $B_{ij}$  é a especificidade, ou seja, a proporção de sítios na classe  $j$  que contêm espécies  $i$ .

Foram utilizadas no teste duas categorias ecossistêmicas (várzea e igapó) e duas categorias dentro de cada ecossistema, correspondentes aos níveis de inundação (espécies de alta tolerância, com ocorrência em áreas sujeitas a inundação  $>50$  dias ano<sup>-1</sup>, e baixa tolerância, com ocorrência em áreas sujeitas a inundação  $<50$  dias ano<sup>-1</sup>), categorizadas com base na literatura descrita por Wittmann *et al.* (2002 e 2004). O IndVal gera um valor de 0 a 100% para cada espécie, onde zero equivale à não-indicação da espécie como indicador para determinado ambiente e 100 indica que a ocorrência de determinada espécie é característica do ambiente. Por fim, foi realizada uma análise estatística de significância usando o teste de Monte Carlo, com 1.000 randomizações para determinar a significância estatística dos indicadores ( $p < 0,05$ ).

### **Cotas de inundação**

Para obter a inundação média das parcelas, foi primeiramente calculada a inundação média anual para cada indivíduo amostrado, obtida por meio das alturas de inundação impressas nas árvores no pico da cheia anterior, para cada inventário de ano diferente. Com base nos dados disponibilizados pela Agência Nacional de Águas (ANA) através do Sistema de Informações Hidrológicas (HidroWeb), foram obtidas as cotas diárias da estação mais próxima da realização dos inventários, para o período histórico de 25 anos (Tabela 3) anteriores a realização do inventário. Subtraindo-se a altura de inundação da cota máxima atingida pelo rio no ano anterior, obteve-se a cota mínima a partir da qual consideramos que o indivíduo encontra-se inundado. Esse valor foi usado como referência para o cálculo da inundação média das espécies em cada parcela. Com base nestes dados, calculou-se o número de dias que cada indivíduo foi inundado em cada ano e a partir daí sua inundação média (em dias ano<sup>-1</sup>) para o período citado. A inundação média de cada parcela constitui a média das inundações dos indivíduos da parcela.

### **Padrão de distribuição na região neotropical**

A distribuição das espécies escolhidas pelo IndVal foi comparada com a ocorrência dessas espécies em outras regiões em diferentes biomas, contidos na região biogeográfica que compreende a América Central, incluindo a parte sul do México e da península sul da Califórnia, o sul da Flórida, todas as ilhas do Caribe e a América do Sul. Nessas regiões estão presentes as ecorregiões, definidas como áreas relativamente homogêneas que possuem condições ambientais similares (Bailey 2005; Loveland e Merchant 2004; Zhou *et al.* 2003; Omerik 1995), podem ser definidas em diferentes escalas e formam um conjunto de comunidades naturais, geograficamente distintas, que compartilham a maioria das suas

espécies, dinâmicas e processos ecológicos, que são fatores críticos para a manutenção a longo prazo de sua viabilidade (Dinerstein 1995).

### **Modelagem de nicho ecológico e distribuição potencial das espécies**

Para mapear a distribuição espacialmente explícita das espécies foi utilizada a modelagem de nicho ecológico e derivação da distribuição potencial. Estes modelos combinam as observações de ocorrência das espécies com parâmetros ambientais, essa abordagem é uma ferramenta numérica que prediz a distribuição potencial através das paisagens, às vezes, exigindo a extrapolação no espaço (Elith e Leathwick 2009). A modelagem de nicho ecológico tem como resultado um mapa de adequabilidade de habitat que indica regiões que sejam ecologicamente semelhantes àquelas onde a espécie foi encontrada com alguma previsibilidade, ou seja, habitats adequados. Para calcular a área e contribuição proporcional potencialmente ocupadas pelas espécies na região neotropical foi derivada a Distribuição Potencial (DP) a partir dos mapas de adequabilidade de habitat e pelo estabelecimento de um limiar de corte de probabilidades (selecionando apenas probabilidades acima de 30%). Utilizar modelagem de nicho ecológico e derivação da DP parece mais adequado do que empregar técnicas como, por exemplo, mínimo polígono convexo (MPC), isso porque ao utilizar MPC podem-se incluir regiões de não habitat na contabilização de área ocupada pela espécie. Essas mesmas regiões correspondem a locais de baixa adequabilidade de habitat que são eliminados ao se estabelecer um limiar de corte de probabilidades.

Para estimar as distribuições foi utilizado o algoritmo da máxima entropia do programa MaXent versão 3.3.3k (Phillips *et al.* 2004; Phillips *et al.* 2006) por ser um método mais preciso para a modelagem de nicho ecológico das espécies (Elith *et al.* 2006), que procura relações não aleatórias entre pontos de ocorrência das espécies e variáveis ambientais. O programa utiliza registros de presença e pseudoausências, demonstrando vantagem em relação a métodos de presença e ausência, visto que obter dados de ausência é difícil em muitos casos, e permite ainda a utilização de dados de herbários (Phillips *et al.* 2004; Phillips *et al.* 2006). O método utiliza predições ou inferências a partir de informações incompletas, que para estimar uma distribuição de probabilidade desconhecida, deve-se encontrar a distribuição das probabilidades da máxima entropia (Phillips *et al.* 2006). Essas probabilidades por sua vez estão sujeitas aos limites que representam nossa informação incompleta sobre uma distribuição desconhecida seguindo o princípio da máxima entropia (Jaynes 1957; Koeling 2000; Phillips *et al.* 2004; Phillips *et al.* 2006). Na prática, os dados observados são utilizados para obter um conjunto de restrições sobre a probabilidade de distribuição estimada, assim a entropia desta distribuição estimada é maximizada e, em seguida, sujeita a essas restrições (Wright *et al.* 2004).

A qualidade do ajuste do modelo é diagnosticada pela técnica ROC (receiver operating characteristic) (Deleo 1993; Zweig e Campbell 1993; Fielding e Bell 1997), uma curva operacional para dados de treinamento (construção do modelo) e de teste (validação do modelo). A área sob a função ROC, o AUC (area under curve), é tomada como um índice importante, pois dá uma única medida de precisão global que não é dependente de um determinado limiar (Deleo 1993; Phillips *et al.* 2004). Sua interpretação estatística é natural, ou seja, o valor de AUC está entre 0.5 e 1.0, e frequentemente o valor máximo obtido é menor que 1.0 onde 0.5 seria aceitável e 1.0 ótimo. As variáveis foram processadas para a



área de estudo e o tamanho da célula (pixel) padronizado para 1 km em Sistema de Informaçõess Geográficas (SIG).

As estimativas de quais variáveis contribuem mais no modelo são feitas por meio do teste jackknife (Efron 1982). São realizados três testes jackknife, o primeiro utiliza dados de treinamento na análise, o segundo apenas os dados de teste (validação) e o terceiro todos os dados para o AUC do modelo. Além disso, para cada teste jackknife realizado, o programa cria três tipos diferentes de modelo: no primeiro cada variável é excluída por vez e as restantes utilizadas na criação de um modelo; no segundo cada variável é usada isoladamente na criação de outro modelo; e no terceiro todas as variáveis são utilizadas na criação do terceiro modelo. Com os resultados gráficos do teste jackknife é possível visualizar a contribuição isolada de uma variável no modelo, e comparar o desempenho deste na ausência da mesma variável, bem como confrontar ambos com o modelo contendo todas as variáveis. Na obtenção dos mapas de adequabilidade de habitat foram utilizados no MaxEnt 30% dos pontos para teste e 70% para treinamento, remoção de registros de presença duplicados no mesmo pixel (remove duplicate presence records), máximo de interações (maximum iterations) = 1000, tipos de características (feature types): lineares (linear features), quadráticas (quadratic features), de produto (product features) e de dobradiça (hinge features), sendo estes fatores as possibilidades de modelos matemáticos e interações das variáveis preditoras. A combinação e utilização dos tipos de características da análise variaram conforme o tamanho do "n" amostral de cada espécie que variou de 17 a 756.

Na modelagem da distribuição das espécies foram utilizados todos os registros de ocorrência dos inventários do Grupo MAUA e todos os registros de presença encontrados em herbários, literatura, e bancos de dados digitais (por exemplo: GBIF) que estivessem

georreferenciados obtidos das espécies focais. Para as camadas preditoras foram utilizadas as variáveis ambientais descritas abaixo:

1. Dados climáticos: variáveis bioclimáticas do Worldclim (Hijmans *et al.* 2005), sendo Temperatura média anual e Precipitação anual ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org));

2. Dados topográficos: Altitude foi obtida do Worldclim, Índice Topográfico Composto e Declividade foram obtidos da base Hydro 1k da USGS [U.S. Geological Survey Earth Resources Observation and Science (EROS) Center, HYDRO1k Elevation Derivative Database, Sioux Falls, South Dakota, LP DAAC ([lpdaac.usgs.gov](http://lpdaac.usgs.gov))];

3. Dados de vegetação: Produtividade primária líquida média de 2000 a 2012 (Running *et al.* 2004; Zhao *et al.* 2005) a derivada do sensor de monitoramento MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) da NASA Earth Observing System (EOS) produto MODIS 17 A3 ([www.ntsg.umd.edu/project/mod17](http://www.ntsg.umd.edu/project/mod17)).

### **Análise de distribuição por ecorregiões**

Para determinar a distribuição das espécies indicadoras por ecorregiões foram utilizadas as seguintes abordagens: 1. identificação das ecorregiões com presença de pelo menos uma espécie, baseada nos registros de ocorrência; 2. identificação das ecorregiões baseada nos mapas de distribuição potencial; e 3. correlação da sobreposição dos mapas de distribuição potencial por meio das ecorregiões identificadas na etapa 1, excluindo para cada espécie ecorregiões onde não há registros de ocorrência. Os registros e os mapas de distribuição potencial foram comparados com o mapa de ecorregiões e foram contabilizadas as ecorregiões com pelo menos um registro de presença ou presença prevista na distribuição potencial para a região. O mapa de ecorregiões utilizado na análise foi obtido junto a TNC

(The Nature Conservancy). Foram calculados valores de área, contribuição proporcional (para o neotrópico e ecorregiões) da distribuição potencial das espécies indicadoras. Para diferenciar as espécies de acordo com a amplitude de distribuição, foram consideradas com distribuição menos ampla as que tiveram área de contribuição proporcional do neotrópico menor ou igual a 16% e distribuição mais ampla as que estiveram acima deste limiar.

## RESULTADOS

Dentre o total de 51 ha de inventários investigados pelo grupo MAUA, foram encontrados 11.651 indivíduos, de 344 espécies arbóreas com nomes válidos, divididas em 185 gêneros de 60 famílias botânicas, que possuíam as variáveis necessárias para as análises realizadas no presente estudo. Dentre as espécies listadas, 126 espécies ocorreram exclusivamente em área de igapó e 140 exclusivamente em área de várzea, enquanto as outras 78 ocorrem nos dois ecossistemas.

**Tabela 1. Espécies indicadoras nos ambientes de várzea e igapó de acordo com o IndVal; Inundação, dias aos quais essas espécies passam inundadas no campo anualmente; IndVal, valor gerado indicando quão correspondentes essas espécies são aos ambientes aos quais foram apontadas como indicadoras( 0 a 100%).**

Espécie	Ecossistema	Inundação (dias ano <sup>-1</sup> )	IndVal	P.Value
<i>Calyptanthes cuspidata</i> Mart.	igapó alto	37	70,7	0,001
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	igapó alto	35	69,4	0,004
<i>Macrolobium limbatum</i> Spruce ex Benth.	igapó alto	42	62,9	0,009
<i>Zygia juruana</i> (Harms) L. Rico	igapó alto	50	60,8	0,048
<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	igapó alto	38	57,7	0,019
<i>Mezilaurus itauba</i> (Meisn.) Taub. ex Mez	igapó alto	27	50	0,043
<i>Xylopia parviflora</i> Spruce	igapó alto	29	50	0,043
<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	igapó baixo	94	57,1	0,038
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	várzea baixa	140	67,6	0,003

<i>Amanoa oblongifolia</i> Müll. Arg.	várzea baixa	99	50	0,042
<i>Pera coccinea</i> (Benth.) Müll. Arg.	várzea baixa	83	50	0,032
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	várzea alta	42	57,7	0,019
<i>Rinoreaocarpus ulei</i> (Melch.) Ducke	várzea alta	53	57,7	0,019

Entre as 126 espécies arbóreas exclusivas de florestas de igapó que ocorrem nos inventários, apenas 8 foram consideradas pelo IndVal como indicadoras deste ambiente (Tabela 1). Das 140 espécies exclusivas das florestas de várzea, 5 foram consideradas indicativas pelo IndVal (Tabela 1). Com exceção da espécie *Zygia jruana*, que ocorre nos inventários MAUA tanto na várzea quanto no igapó, todas as outras espécies indicadoras para ambos os ecossistemas são exclusivas desses ambientes, nos registros de ocorrência dos inventários MAUA.

### **Padrão de distribuição Neotropical**

Todas as espécies indicadoras selecionadas apresentaram distribuição somente na região neotropical, não ocorrendo fora dela. Os resultados mostram que as espécies de várzea possuem maior número de pontos (Tabela 2) de ocorrência (apresentando mais registros na região norte da América do Sul) e também ampla distribuição ocorrendo desde a América Central, até o centro sul do Brasil, ou seja, avançando mais ao sul do continente em ecossistemas como Mata Atlântica e Cerrado (Figura 1). Por sua vez, o número de espécies indicadoras escolhidas para os ecossistemas de igapó é maior do que o indicado para a várzea, mas essas espécies possuem menor abundância de pontos em relação às espécies investigadas de várzea, isso pode acontecer, pois as áreas de várzea são relativamente maiores em área. Observa-se também a tendência da distribuição diferenciada em relação à várzea, onde as espécies se concentram mais próximas às Guianas em direção à Amazônia

Central não avançando ao sul do continente, e não ocorrendo nas ilhas do Caribe, enquanto uma espécie de várzea alta (*Guarea guidonia*) e uma de igapó baixo (*Laetia procera*) ocupam esta área.

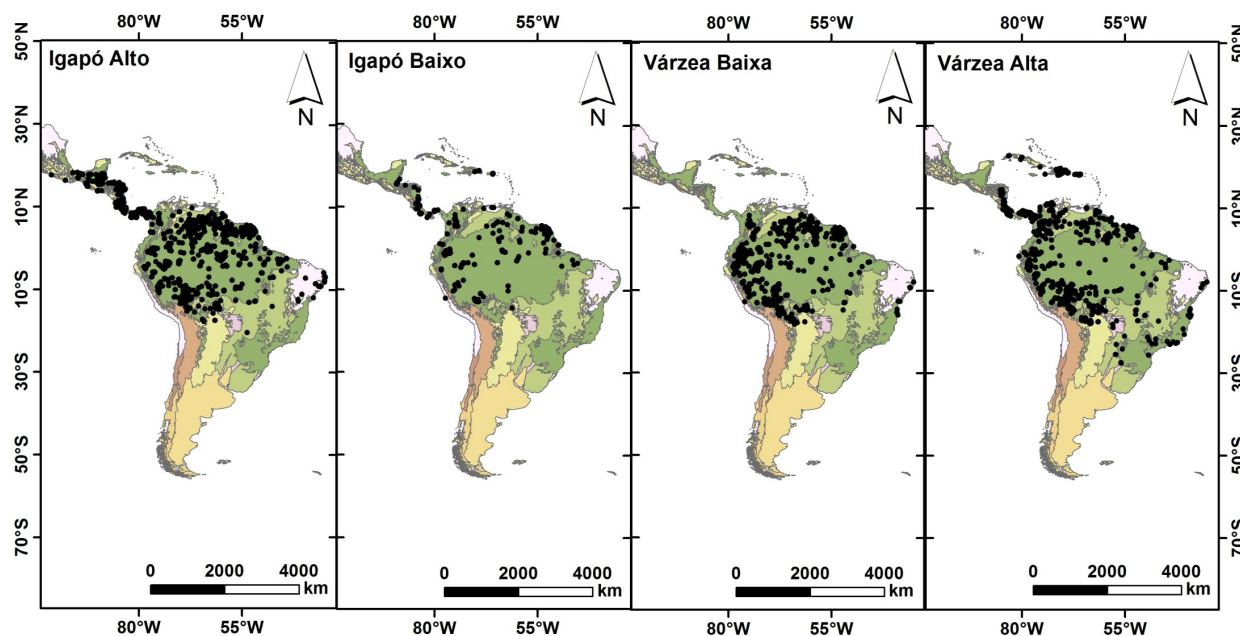


Figura 1.. Mapa das ecorregiões com a distribuição real das espécies para cada tipo de ambiente. Pontos pretos representam os registros georreferenciados de todas as espécies utilizadas neste estudo.

### Modelagem de nicho ecológico e distribuição potencial das espécies

A Figura 2 demonstra as variáveis ambientais utilizadas para a modelagem e a ordem de importância exercida por cada uma delas na elaboração dos mapas de adequabilidade de habitat. A precipitação anual, seguida pela temperatura média anual exercem uma forte influência na distribuição das espécies.

O valor de AUC demonstra o poder preditivo dos modelos, que foi  $>0,7$  para todos, ou seja, valor aceitável. Os modelos de nicho ecológico das espécies indicadoras podem ser hierarquizados de acordo com sua capacidade de previsão segundo critério estabelecido por Metz (1986) para os valores de AUC. Assim foram obtidos modelos com média capacidade

de previsão (AUC entre 0,7 e 0,8), modelos com boa capacidade de previsão (AUC entre 0,8 e 0,9) e modelos com excelente capacidade de previsão (AUC > 0,9).

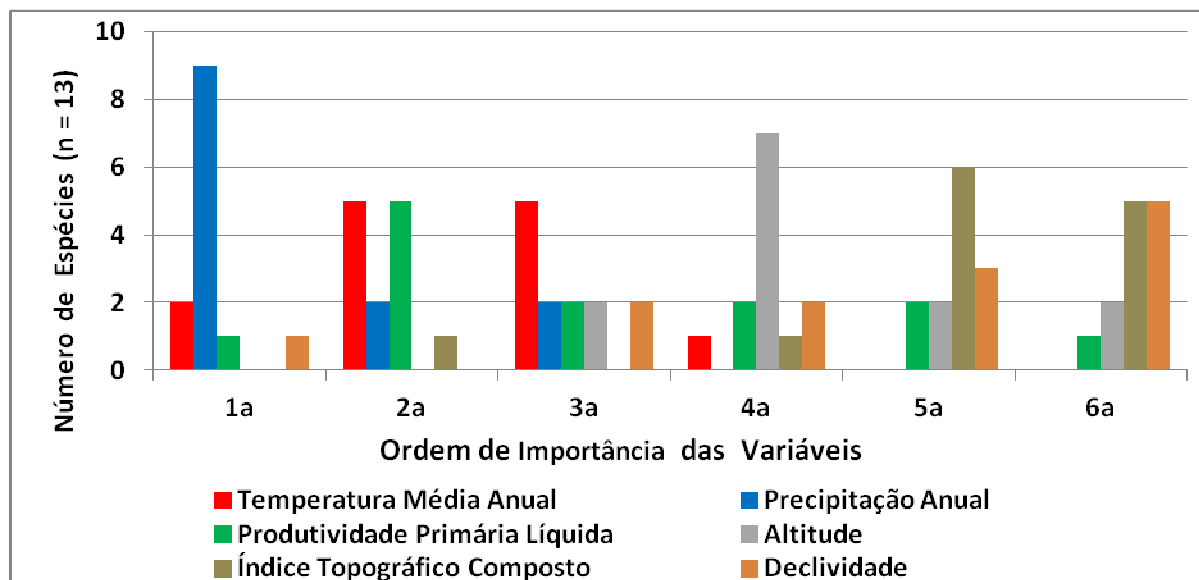


Figura 2. Ordem de importância das variáveis utilizadas para a modelagem de adequabilidade de habitat e distribuição potencial das espécies.

### Análise de distribuição por ecorregiões

O número de ecorregiões com presença da espécie varia de acordo com a abordagem adotada. Por meio dos registros de ocorrência das espécies alvo o número de ecorregiões variou de 1 a 9, e pela distribuição potencial este número variou de 7 a 9. Seis espécies das 13 espécies tiveram distribuição potencial considerada menos ampla sendo que a com a menor distribuição foi prevista em apenas 8% da região neotropical. Assim sete espécies foram consideradas com distribuição mais ampla, destas, duas foram previstas em 33% da região neotropical (Figuras 2 e 3). Todas as espécies analisadas tiveram de 81% a 97% de sua distribuição potencial prevista dentro da ecorregião florestas tropicais e subtropicais ombrófilas úmidas e apresentaram a presença/ausência das espécies nas ecorregiões diferenciadas de acordo com as abordagens adotadas (Tabela 3 e 4).



Tabela 2. Número de ecorregiões com pelo menos uma espécie indicadora, área e contribuição proporcional da distribuição potencial.

Espécie	Ambiente	Número de ecorregiões	Número de ecorregiões (DP)	% de área da DP no Neotrópico	% de área da DP na (FTSOU)
<i>Amanoa oblongifolia</i>	Várzea baixa	3	9	14	89
<i>Cordia nodosa</i>	Várzea baixa	7	9	20	93
<i>Pera coccinea</i>	Várzea baixa	3	8	31	90
<i>Guarea guidonia</i>	Várzea alta	8	9	28	81
<i>Rinoreaocarpus ulei</i>	Várzea alta	6	9	18	89
<i>Calypthranthes cuspidata</i>	Igapó alto	1	8	8	93
<i>Hirtella racemosa</i>	Igapó alto	9	9	33	86
<i>Macrolobium limbatum</i>	Igapó alto	3	7	11	95
<i>Mezilaurus itauba</i>	Igapó alto	4	9	33	88
<i>Sacoglottis guianensis</i>	Igapó alto	5	9	18	93
<i>Xylopia parviflora</i>	Igapó alto	4	8	15	97
<i>Zygia juruana</i>	Igapó alto	1	8	16	90
<i>Laetia procera</i>	Igapó baixo	8	9	14	95

distribuição potencial (DP); floresta tropical e subtropical ombrófila úmida (FTSOU).



Tabela 3. Ocorrência das espécies indicadoras de cada ambiente por ecorregiões.

Espécie	Ambiente	Florestas Tropicais e Subtropicais Ombrófilas Úmidas	Florestas Tropicais e Subtropicais Ombrófilas	Florestas Tropicais e Subtropicais de Coníferas	Savanas Tropicais e Subtropicais	Cerrado	Pastagens Montanhosas	Caatinga	Manguezais	Águas Interiores
<i>Amanoa oblongifolia</i>	Várzea baixa	X	X	X	X	O	O	O	O	O
<i>Cordia nodosa</i>	Várzea baixa	X	X	O	X	X	X	X	X	O
<i>Pera coccinea</i>	Várzea baixa	X	X	O	X	O	I	O	O	O
<i>Guarea guidonia</i>	Várzea alta	X	X	O	X	X	X	X	X	O
<i>Rinoreaocarpus ulei</i>	Várzea alta	X	X	O	X	X	X	O	X	O
<i>Calypthranthes cuspidata</i>	Igapó alto	X	O	O	O	O	I	O	O	O
<i>Hirtella racemosa</i>	Igapó alto	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Macrolobium limbatum</i>	Igapó alto	X	X	O	O	I	I	O	O	O
<i>Mezilaurus itauba</i>	Igapó alto	X	O	O	X	O	X	O	X	O
<i>Sacoglottis guianensis</i>	Igapó alto	X	X	O	X	X	O	O	X	O
<i>Xylopia parviflora</i>	Igapó alto	X	X	O	O	I	X	O	X	O
<i>Zygia juruana</i>	Igapó alto	X	O	O	O	O	I	O	O	O
<i>Laetia procera</i>	Igapó baixo	X	X	X	X	X	X	X	X	O

“X” representa quando a espécie possui pontos de ocorrência e também foi prevista presente na ecorregião, “O” simboliza somente quando a espécie foi prevista presente na ecorregião (sem pontos de ocorrência), “I” representa a ausência da espécie na ecorregião.

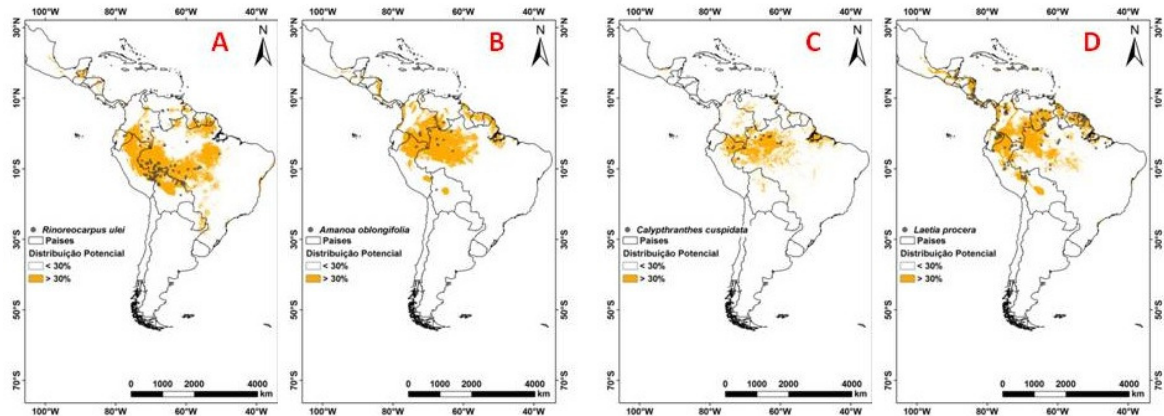


Figura 3. Mapa das espécies com distribuição potencial menos ampla (8% a 16% da área do neotrópico): A. *Rinoreocarpus ulei*; B. *Amanoa oblongifolia*; C. *Calypthranthes cuspidata*; D. *Laetia procera*

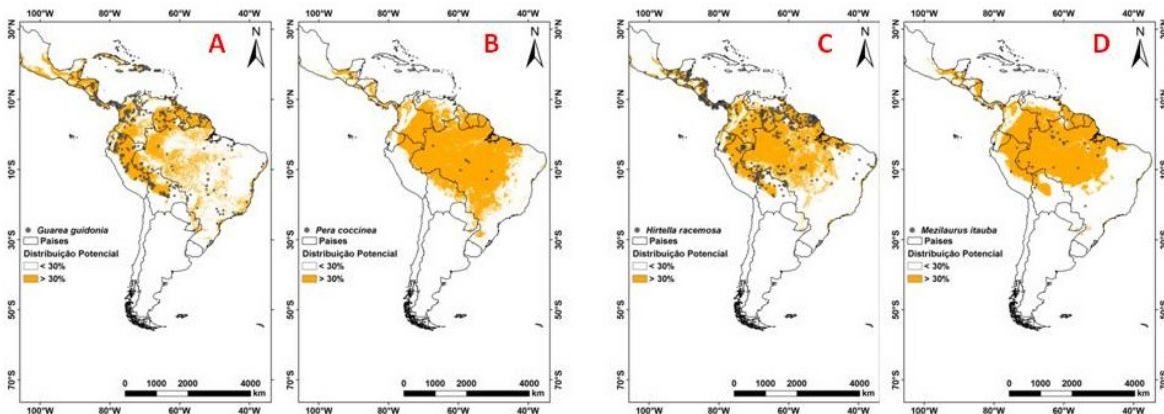


Figura 4. Mapa das espécies com distribuição potencial mais ampla (até 33% da área do neotrópico): A. *Guarea guidonia*; B. *Pera coccinea*; C. *Hirtella racemosa*; D. *Mezilaurus itauba*

## DISCUSSÃO

O IndVal é calculado para cada espécie de maneira independente e não há restrição do modo de categorização dos sítios (habitats), que podem se agrupar subjetivamente ou quantitativamente (McGeoch e Chown, 1998). O teste de Dufrene e Legendre (1997) foi escolhido para as análises do presente estudo por acreditar-se que seria vantajoso o fato de que este índice combina o grau de especificidade de uma

determinada espécie para um status ecológico, por exemplo, tipo de habitat e sua fidelidade dentro do status, medida através da sua percentagem de ocorrência (McGeoch *et al.*, 2002). Entretanto, esse índice apresentou restrições para a posterior investigação.. Assim, talvez a escolha de espécies alvos, por outros métodos, como por exemplo, índice de valor de importância, dentro de cada inventário, ou em escalas diferenciadas podendo ser em micro (somente os dados do banco de dados Maua) e meso escalas (somente Amazônia), poderia ter aumentado a amplitude dos dados levando a novas possibilidades de inclusão de espécies, com distribuição diferente das analisadas (restritas, ou mesmo amplamente distribuídas).

Além disso, por mais acurácia na construção do banco de dados e investigação das espécies, existem limitações e dificuldades quanto ao uso dos dados, identificação das espécies, georreferenciamento, metodologias de coleta e esforço amostral, como corriqueiramente acontece e é citado em trabalhos, principalmente com estudos que envolvem o uso de banco de dados (por exemplo Condit, 1995; Ivanauskas 2004; Ter Steege *et al.* 2013; Witmann *et al.* 2013;). Assim de acordo com os resultados apresentados por este teste, para este trabalho, nenhuma das espécies selecionadas é exclusiva de ambientes alagáveis As espécies indicadoras possuem ocorrência descrita em outros ambientes que não estão sujeitos à influência direta de inundações (por exemplo terra firme, cerrado etc.), sugerindo que a cota de inundação (medida categórica utilizada para separar as espécies indicadoras) não é uma variável preditora capaz de indicar a amplitude da distribuição dessas espécies.

Autores como Martínez (1997) e Ribeiro *et al.* (1999) descrevem a presença das espécies alvo deste estudo em outros ambientes além das áreas alagáveis. Eles apontam, por exemplo, que *Calypttranthes cuspidata* não é uma espécie exclusiva de igapó,

ocorrendo além das planícies inundáveis também na terra firme, em toda a Amazônia brasileira e no Peru; *Hirtella racemosa* é descrita como espécie comum e com ampla distribuição na Amazônia, ocupando a terra firme e bosques primários; *Macrobium limbatum*, é citada também ocorrendo em platôs, baixios, campinaranas e bosques primários; *Zygia juruana* ocorre em planícies inundáveis estacionais, e na bacia do rio Amazonas; *Sacoglottis guianensis* ocorre na terra firme, bosques primários, vertente na Amazônia e Guianas; *Mezilaurus itauba*, ocorre no platô, vertentes e em solos argilosos na bacia amazônica e Guianas; *Xylopia parviflora* ocorre principalmente na terra firme, vertentes e baixios no norte da América do Sul; *Laetia procera* ocorre na terra firme e em bosques primários, na América Central e norte da América do Sul.

Segundo Wittmann *et al.* (2010; 2012), e Martinez (1997), algumas outras espécies tampouco ocorrem apenas na várzea. *Cordia nodosa* ocorre na várzea alta, igapós, terra firme, e bosques primários; *Amanoa oblongifolia* ocorre também em outras planícies inundáveis e igapós; *Pera coccinea* possui distribuição restrita à Amazônia brasileira (Bigio e Secco 2012), porém, de acordo com os inventários utilizados neste estudo esta espécie possui registros fora da Amazônia, na ecorregião de savanas tropicais e subtropicais; *Guarea guidonia* possui ampla distribuição ocorrendo na várzea alta, terra firme, pantanal, mata atlântica, cerrado na América do Sul e Central; *Rinoreaocarpus ulei* possui registros também na terra firme (Scudeller *et al.*, 2009).

Todas as espécies investigadas possuem sua distribuição restrita ao neotrópico e distribuição potencial na maioria das florestas tropicais e subtropicais ombrófilas úmidas. A maior diferença na amplitude da distribuição acontece quanto ao avanço de uma espécie de várzea alta (*Guarea guidonia*) até latitude 27 °S do continente Sul Americano (Paraguai, nordeste da Argentina e sul do Brasil), enquanto que as espécies

de igapó e várzea baixa aparentemente avançam até latitude de 20 °S (Bolívia e Centro oeste do Brasil). Há também uma diferença quanto ao avanço das espécies na região norte do neotrópico (América Central) onde duas espécies de cota alta uma de várzea e uma de igapó (respectivamente *Guarea guidonia* e *Hirtella racemosa*) e uma de igapó baixo (*Laetia procera*) ocorrem até 17 °N de latitude, sendo que *Guarea guidonia* e *Laetia procera* possuem também pontos nas ilhas do Caribe. Enquanto isso as demais espécies não ocorrem nas ilhas do Caribe e nem na América Central alcançando latitude máxima de 8 °N.

Todos os modelos de nicho ecológico tiveram suas AUCs acima de 0,7, mesmo para sua capacidade de previsão (Metz, 1986) eles cumprem o propósito de representar habitats adequados às espécies. A distribuição das probabilidades dos mapas de adequabilidade de habitat varia conforme a espécie, sendo influenciada pela distribuição espacial e concentração dos registros de ocorrência georreferenciados. A construção de modelos preditivos pode ter um melhor desempenho se a espécie for hábitat-específica o suficiente para exibir uma relação significativa com um ou mais tipos de habitats espacialmente explícitos (Kasecker 2006) a quantificação dessa relação, distribuição de espécies e distribuição espacial das variáveis ambientais, é o centro da modelagem preditiva geográfica em ecologia (Hirzel e Guisan, 2002; Kasecker, 2006). Por isso talvez as espécies sendo não específicas pode também prejudicar a predição dos modelos.

Existem suposições ecológicas implícitas no conjunto de variáveis ambientais utilizadas para a modelagem, por isso a seleção desse conjunto exige muito cuidado (Phillips *et al.* 2006). Variáveis climáticas, como temperatura e precipitação são apropriadas a nível global e meso escala; variáveis topográficas (por exemplo, elevação

e aspecto) são susceptíveis de afetar a distribuição das espécies em meso e topo escalas, e variáveis de cobertura da terra como porcentagem de cobertura do dossel influencia a distribuição em micro escala (Mackey e Lindenmayer, 2001). Dentre as variáveis ambientais consideradas para a construção dos modelos de nicho ecológico, a precipitação média anual esteve entre as três mais importantes, sendo a mais importante para a maioria das espécies (69%). Confirmando o que foi dito por Mackey e Lindenmayer (2001) sobre essas variáveis serem mais explicativas a nível global e também o que era esperado para a distribuição das espécies neste trabalho.

Investigando os dados de precipitação correspondente aos registros de ocorrência, as espécies de várzea baixa foram submetidas a uma variação na precipitação de 600 mm a 5.300 mm, enquanto que para as espécies de várzea alta essa variação foi de 500 mm a 6.700 mm. Para as espécies de igapó alto a variação foi de 800 mm a 7.500 mm e, por fim, a única espécie de igapó baixo sofreu uma variação de precipitação de 950 mm a 5.400 mm. Comparando essas informações, o limite inferior (precipitação mínima) das espécies de várzea é aparentemente menor que o das espécies de igapó, sugerindo que as espécies de igapó são menos tolerantes para colonizar regiões com baixa precipitação, se comparadas às espécies de várzea.

Ao analisar quais ecorregiões neotropicais apresentam as espécies, a abordagem com os pontos georreferenciados é mais conservadora se comparada à abordagem que utiliza a distribuição potencial, pois esta última inclui outras ecorregiões que não possuem registro de ocorrência das espécies. O fato dessas ecorregiões onde a espécie foi prevista, mas não possui nenhum registro de ocorrência, podem ser relacionados a duas situações: sobreprevisão do modelo (existe o habitat, mas na verdade a espécie não

ocorre) ou a espécie ocorre, mas não foi registrada em nenhuma base de dados investigada neste estudo.

De acordo com os cálculos de área e de contribuição proporcional da distribuição potencial no neotrópico, a diferença entre o ambiente e cota de inundação não é evidente. Tanto as espécies de várzea alta e baixa quanto às de igapó alto e baixo apresentaram distribuição potencial menos ampla (de 8% a 16% da área do neotrópico). Isso é reforçado quando os mapas das espécies *Amanoa oblongifolia* e *Rinoreaocarpus ulei*, e *Calypthranthes cuspidata* e *Laetia procera* são comparados. Este padrão também é observado para as espécies com distribuição potencial mais ampla (até 33% da área do neotrópico) de várzea alta e baixa (*Pera coccinea* e *Guarea guidonia*) e igapó alto (*Hirtella racemosa* e *Mezilaurus itauba*). Uma vez que apenas uma espécie de igapó baixo mostrou uma distribuição considera menos ampla, não é possível especular sobre o padrão de distribuição das espécies desse ambiente.

Pitmann *et al.* (2001), discorrem sobre a oligarquia de algumas poucas espécies na Amazônia, afirmando haver evidências de que as comunidades arbóreas tropicais não são qualitativamente diferentes dos seus homólogos de clima temperado, onde poucas espécies comuns, concentradas em poucos táxons superiores, podem dominar imensas áreas de floresta. Isto é verificado também por Ter Steege *et al.* (2014), que listou as espécies consideradas hiperdominantes na Bacia Amazônica. Das sete espécies com distribuição mais ampla analisadas no presente estudo, cinco delas (*Guarea guidonia*, *Rinoerocarpos ulei*, *Hirtella racemosa*, *Mezilaurus itauba* e *Sacoglottis guianensis*) são espécies apresentadas por Ter Steege *et al.* (2014) como sendo espécies hiperdominantes, por responderem por metade de todas as espécies arbóreas registradas na Amazônia, ou ainda por possuírem habitats específicos e ampla distribuição

geográfica. Outra espécie hiperdominante, porém considerada de distribuição menos ampla é *Laetia procera*. Neste estudo *Xylopia parviflora* possui uma distribuição considerada menos ampla, rara por Ribeiro *et al* (1999) e não hiperdominante por Ter Steege *et al.* (2014). As espécies consideradas como oligárquicas, ou hiperdominantes toleram ampla variedade de condições ambientais, por isso, elas ocorrem também em outras ecorregiões e ambientes além da várzea e igapó.

Wittmann *et al.* (2013) afirmam que 62% das espécies que ocorrem na várzea são também encontradas em outros ambientes não alagáveis, 8% em áreas de terra firme não inundada, podendo ou não ocorrer na várzea, e os 30% restantes das espécies identificadas como especialistas para estes ambientes são capazes de manter pequenas populações em terra firme. Muitas espécies de árvores que ocorrem nas planícies alagáveis da Amazônia são ecótipos adaptados inicialmente em áreas com pequenos alagamentos ao longo de igarapés dos planaltos adjacentes ganhando posteriormente a capacidade de colonizar as áreas alagáveis dos grandes rios, como a várzea (Kubitzki 1989). Isto reforça a potencial importância adaptativa das várzeas amazônicas no passado e presente (Wittmann *et al.* 2013). Ainda nesse sentido, Terborgh e Andresen (1998) afirmam que a nível genérico e de família a flora de várzea alta da Amazônia Ocidental é essencialmente um subconjunto de terra firme.

Assis *et al.* (2014) em recente estudo sobre diversidade alfa, realizados em áreas alagáveis amazônicas, afirmam que a riqueza é influenciada negativamente pelo hidroperíodo. A negativa influência da inundação sobre a diversidade alfa é consistente com estudos anteriores a este que mostraram que o número de espécies arbóreas é maior em locais sujeitos a menor inundação, tanto na Amazônia (por exemplo, Campbell *et al.*, 1986; Balslev *et al.* 1987; Worbes *et al.* 1992; Duivenvoorden 1996; Wittmann *et*



*al.* 2004) como em outras regiões (Burke *et al.* 2003; Campbell *et al.* 2006; Wittmann *et al.* 2008). Isso ocorre porque algumas espécies de árvores têm adaptações necessárias para tolerar longos períodos de anóxia, condições causadas por inundação prolongada, com a diminuição do período de inundação menos adaptações são necessárias para o estabelecimento de espécies, aumentando assim a riqueza de espécies em locais menos inundadas. Assis *et al.* (2014) então, afirmam que o estudo realizado corrobora muitos outros que mostram que hidroperíodo é a principal força motriz o gradiente da diversidade de espécies arbóreas em várzeas amazônicas (por exemplo, Junk, 1989; Ayres 1993;. Wittmann *et al.* 2002, 2004).

Estudos moleculares recentes de *Himatanthus sukuuba* (Apocynaceae) mostraram forte diferenciação genética de características fisiológicas entre as populações em habitats de várzea e terra firme, o que sugere que há potencial para uma forte seleção em diferentes gradientes de inundação (Ferreira *et al.* 2009; 2010). Essas rápidas mudanças adaptativas de caráter ecofisiológico seriam facilitadas pelos substratos semelhantes compartilhados derivados dos Andes entre a terra firme do oeste amazônico e a várzea. Essencialmente, as origens da flora da várzea, especialmente na várzea alta, estão ligadas às mais diversas florestas não inundadas, que cercam as florestas inundadas (Terborgh e Andresen 1998). Estas florestas de terra firme representam um amplo grupo de espécies com linhagens com potencial para fazer a transição para ambientes com inundações discretas e, posteriormente, mais intensas, como aquelas que ocorrem nas várzeas (Ferreira *et al.* 2009; 2010).

A idade geomorfológica das bacias, aliadas a essa grande quantidade de áreas úmidas, muitas vezes fluvialmente ligadas ou dependentes, compartilham nutrientes e material biológico. A precipitação aparece aqui como o fator que mais influencia

(condiciona) os modelos de distribuição das espécies, fazendo com que o resultado seja extrapolado para áreas onde as condições ambientais sejam propícias para manter habitats para as espécies. Os trabalhos de Ferreira *et al.* (2009; 2010) pode ser uma das explicações sobre a questão aqui exposta sobre a distribuição atribuída as plantas de áreas alagáveis, suas adaptações a esses ambientes, mas também sua distribuição em ambientes não alagados. Talvez pela escassez de trabalhos genéticos ligados a essas espécies, assim como *Himatanthus sucuuba* outras também estejam se especiando e assim adquirindo capacidade de colonizar outros ambientes, alagados ou não.

## CONCLUSÃO

A inundação não foi identificada como uma variável que diferencie a distribuição das espécies investigadas nesse trabalho. Porém, os fatores ambientais climáticos de precipitação e temperatura mostraram grande influência sendo bons indicadores para a distribuição dessas espécies em escala neotropical. As espécies são amplamente distribuídas na floresta ombrófila úmida e mostraram uma preferência por regiões com altos valores de precipitação. Para investigações futuras sobre o tema recomenda-se analisar uma maior quantidade de espécies e inclusão de novas variáveis ambientais espacialmente explícitas que incluam, se possível, informações sobre o período de inundação e densidade de drenagem. Infelizmente atualmente essas variáveis somente estão disponíveis respectivamente para a Amazônia e parte da América do Sul, assim uma investigação em meso escala também deve ser considerada além da macro escala.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), ao Curso de pós-graduação em biologia(ecologia) e à Coordenação de Dinâmica Ambiental (CDAM) pelo apoio na infraestrutura para a realização deste trabalho. A Yuri Feitosa, Marcelo A. Santos Junior e todos alunos colaboradores dos esforços de coleta que passaram pelo grupo MAUA especialmente ao parataxônomo José Lima. Ao Pronex, Tipologias de Áreas Alagáveis; Edital Universal 7911 e ao PELD –Áreas Úmidas pelo financiamento e a CAPES pela bolsa de estudos concedida.

## REFERÊNCIAS

- Assis, R. L., Wittmann, F., Piedade, M. T. F., Haugaasen, T. 2014. Effects of hydroperiod and substrate properties on tree alpha diversity and composition in Amazonian floodplain forests. *Plant Ecology*, 215(10). doi:10.1007/s11258-014-0415-y
- ANA-Agência Nacional de Águas. 2010. Hydrological data base. Disponível em: <http://hidroweb.ana.gov.br>. Acesso em 02/02/2014
- Ayres, J.M.C. 1993. As matas de várzea do Mamirauá. In: Estudos de Mamirauá. Sociedade Civil Mamirauá. Brasília, DF: 1: 1–123.
- Bailey, R. G. 2005 Identifying ecoregion boundaries. *Environmental Management*, v. 34, p. S14-S26 2005. Disponível em: <http://www.fs.fed.us/rm/analytics/publications/identifyingecoregionboundaries.pdf>. Acesso em: 08 set 2008. Suppl. 1
- Balslev H, Lutteyn J, Yllgaard B, Holm-Nielsen L (1987) Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Bot* 92:37–57
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales statistical reports. *Ecology* 85(7): 1826-1832.
- Burke, M.K., King, S.L., Gartner, D., Eisenbies, M.H. 2003. Vegetation, soil, and flooding relationships in a blackwater floodplain forest. *Wetlands* 23:988–1002

- Campbell, D.G., Daly, D.C., Prance, G.T., Maciel, U.N. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38:369–393
- Campbell, I.C., Poole, C., Giesen, W., Valbo-Jorgensen, J. 2006. Species diversity and ecology of Tonle Sap Great Lake, Cambodia. *Aquat Sci* 68:355–373
- Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends Ecol. Evol.*, 10:18-22.
- Deleo, J.M. 1993. Receiver operating characteristic laboratory (ROCLAB): software for developing decision strategies that account for uncertainty. Proceedings of the Second International Symposium on Uncertainty Modelling and Analysis, pp. 318–25.
- Duivenvoorden, J.F. 1996. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caqueta área, Colombia, NWAmazonia. *Biotropica* 28:142–158
- Dinerstein, E., Olson, D.M., Graham, D.J., Webster, A.L., Primm, S.A., Bookbinder, M.P., Ledec, G. 1995. Ecoregions of Latin America and the Caribbean (inset map). In: *A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*, TheWorld Bank, Washington, DC
- Dormann, F., McPherson, J., Araújo, M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30(5): 609-628.
- Dufrene, M., Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.

- Efron, B. 1982. The Jackknife, the Bootstrap and Other Resampling Plans. Society of Industrial and Applied Mathematics CBMS-NSF Monographs, 38.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., DudićK, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. Mcc., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., SoberoñN, J., Williams, S., Wisz, M. S., Zimmermann, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Elith, J., Leathwick, J. 2009. R.Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40, 677-697
- Ewing, K. 1996. Tolerance of four wetland plant species to flooding and sediment deposition. *Environmental and Experimental Botany* 36: 131–146.
- 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.; Piedade, M.T.F.; Tiné, M.A.; Rossato, D.R.; Parolin, P.; Buckeridge, M.S. 2009. The role of carbohydrates in seed germination and seedling establishment of *Himatanthus sucuuba*, an Amazonian tree with populations adapted to flooded and non-flooded conditions. *Annals of Botany* 104:1111-1119

- Ferreira, C. S. et al. 2010. Genetic variability, divergency and speciation in trees of periodically flooded forests of the Amazon: a case study on *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Woodson. – In: Junk, W. J. et al. (eds), Amazonian floodplain forests. Ecophysiology, biodiversity and sustainable management. Ecological Studies 210. Springer, pp. 301–312.
- Furch, K.; Junk, W.J. 1997. Physico-chemical conditions in floodplains lakes. In: Junk WJ, ed. The Central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system. Ecological Studies 126. Springer. Berlin: 69–108.
- Hirzel, A., Guisan, A. 2002. Wich is the optimal sampling strategy for habitat suitability modeling. Ecological Modeling, 157: 331-341.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. Int. J. Climat. 25: 1965-1978
- Hubbell, S. P., R. B. Foster. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In Diamond, J. and Case, T.J. eds. Community Ecology, Harper and Row, NY: 19: 314-329
- Hubbell, S. P. 1995. Toward a global research strategy on the ecology of natural tropical forests to meet conservation and management needs. In A. Lugo and C. Lowe, eds. Tropical Forests: Management and Ecology. Ecological Studies. Springer-Verlag, New York 112: 423-438
- Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC. 2013. Climate change 2007: the physical basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Solomon, S., Qin,

- M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, Tignor, M., Miller, H.L. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Ivanauskas, N. M., Monteiro, R., Rodrigues, R. R. 2004. Estrutura de um trecho de floresta Amazônica na bacia do alto rio Xingu. *Acta Amazonica* 34.2: 281-305.
- Jackson, M. B., Colmer, T.D. 2005. Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress. *Annals of Botany*, 96(4), 501-505.
- Junk, W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In: Holm-Nielsen L.B. et al. (eds.), *Tropical Forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press London: 47-64.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*, 106: 110-127.
- Junk, W. J., Piedade, M.T.F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J.M., Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands* 31: 623-640.
- Junk, W. J. et al. 2013. Definição e Classificação das Áreas Úmidas ( AUs ) Brasileiras : Base Científica para uma Nova Política de Proteção e Manejo Sustentável Prefácio.  
[http://www.inau.org.br/classificacao\\_areas\\_umidas\\_completo.pdf](http://www.inau.org.br/classificacao_areas_umidas_completo.pdf). Acesso em 12/12/2013.
- Jaynes, E.T. 1957. Information theory and statistical mechanics. *Phys. Rev.*, 106: 62-630.



- Kasecker, T. P. 2006. Efeito da estrutura do hábitat sobre a riqueza e composição de comunidades de primatas da RDS Piagaçu-Purus, Amazônia Central, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA)/Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Manaus, Amazonas. 94pp.
- Koeling, R. 2000. Chunking with maximum entropy models. Proceedings of CoNLL-2000 and LLL-2000, pp 139-141.
- Kozlowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. Flooding and plant growth. Academic Press. New York: 129–163.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* 63: 285-304.
- Loveland, T. R., Merchant, J. M. 2008. Ecoregions and ecoregionalization: Geographical and ecological perspectives. *Environmental Management*, v. 34, p. S1-S13 2004. Disponível em: <http://www.springerlink.com/content/dpd2mwk236ledn6g>. Acesso em: 08 set 2008. Supl. 1.
- Mackey, B.G., Lindenmayer, D.B., 2001. Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. *Journal of Biogeography*. 28, 1147–1166.
- Maltchik., L., Costa., E.S., Becker., C.G., Oliveira, A.E. 2003. Inventory of wetlands of Rio Grande do Sul (Brazil).- *Pesquisas: Botânica* 53: 89-100.

- McGeoch, M. A., Rensburg, B.J.V., Botes, B. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*. 39 (4): 661-672.
- Melack, J.M., Hess, L.L. 2010. Remote sensing of the distribution and extent of wetlands in the Amazon basin. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J, Parolin, P. (eds.) *Central Amazonian floodplain forest: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. New York. Springer 210: 43-60.
- Newton, P., Peres, C. A., Desmoulière, S. J. M., Watkinson, A. R. 2012. Cross-scale variation in the density and spatial distribution of an Amazonian non-timber forest resource. *Forest Ecology and Management* 276: 41-51.
- Omerick, J.M., 1995. Ecoregions: a spatial framework for environmental management. In: Davis, W., Simon, T.P. (Eds.), *Biological Assessment and Criteria: Tools for Water Resource Planning and Decision Making*. Lewis Publishing, Boca Raton, pp. 31–47.
- Parolin, P., De Simone, O., Haase, K., Waldhoff, D., Rottenberger, S., Kuhn, U., Kesselmeier, J., Schmidt, W., Piedade, M.T.F., Junk, W.J. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. *The Botanical Review* 70: 357–380.
- Parolin, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of botany*, 103(2), 359–76.

- Parolin, P., Wittmann, F. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants*.
- Phillips, S. J., Dudík, M., Schapire, R.E. 2004. A Maximum Entropy Approach to Species distribution modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on machine Learning*, pp. 43-48. ACM Press, NY.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Piedade, M. T. F., Junk, W. J., Parolin, P. 2005. Ecologia, zanação e colonização da vegetação arbórea das Ilhas Anavilhanas. *Pesquisas. Botânica* 56: 117-144.
- Piedade, M. T. F., Ferreira, C. S., Wittmann, A. O., Buckeridge, M. S., Parolin, P. 2010. Biochemistry of Amazonian Floodplain Trees. In: Junk, W; Piedade, MTF; Wittmann, F; Schoengart, J; Parolin, P. (eds.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. Dordrecht: Springer: 123-134.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R., Nunez, P.V., Neill, D.A., Cerón, C.E., Palacios, W.A., Aulestia, M. 2002. A comparison of tree species diversity in two upper Amazonian forests. *Ecology*, 83, 3210–3224.
- Prance, G.T. 1979. Notes on vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31: 26-38

- Running, S.W., Nemani, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M., Hashimoto, H. 2004. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *BioScience*, 6, v. 54: 547-560.
- Scarano, F.R., Cattanio, J.H., Crawford, R. M. M. 1994. Root carbohydrate storage °in young saplings of an Amazonian tidal varzea forest before the onset of the wet season. *Acta Botanica Brasílica* 8: 129-139
- Scarano, F.R., Rios, R. I., Esteves, F. A. 1998. Tree species richness, diversity and flooding regime: Case studies of recuperation after anthropic impact in Brazilian flood-prone forests. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 24: 223-235.
- Sioli, H. 1975. Tropical river: The Amazon. In: Whitton, B. A. (ed.). *River Ecology*. California, California, USA: 461-488
- Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses and river types. In: Sioli, H. (ed.), *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publishers Dordrecht 56: 127-165.
- Terborgh, J., Andresen, E. 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *J. Tropical Ecology*. 14: 645-664.
- Ter Steege, H. et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342. doi:10.1126/science.1243092
- The Nature Conservancy, 2014. Terrestrial ecoregions of the world. ([http://maps.tnc.org/gis\\_data.html](http://maps.tnc.org/gis_data.html)). Acesso em: 10/09/2014

- Willis, K.J., Whittaker, R.J., 2002. Species diversity - scale matters. *Science* 295, 1245–1248.
- Wittmann, F., Anhué D., Junk W. J. 2002. Tree species distribution and community structure of Central Amazonian várzea forests. *Journal of Tropical Ecology* 18: 805–820.
- Wittmann, F., Junk, W.J., Piedade, M.T.F. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *For Ecol Manage* 196:199–212
- Wittmann, F., Zorzi, B.T., Tizianel, F.A.T., Urquiza, M.V.S., Faria, R.R. et al. 2008. Tree species composition, structure, and aboveground wood biomass of a riparian forest of the lower Miranda River, Southern Pantanal, Brazil. *Folia Geobot* 43:397–411
- Wittmann, A. O., Lopes, A., Conserva, A. S., Wittmann, F., Piedade, M. T. F. 2010. Seed germination and seedling establishment of Amazonian floodplain trees. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (ed.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies). Netherlands: Springer: 259-280.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Junk, W. J. 2010. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of Amazonian floodplain forests. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Org.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable*

Management (Ecological Studies). Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies). Netherlands: Springer: 61-105.

Wittmann, F., Householder, E., Piedade, M.T.F., Assis, R.L., Schöngart, J., Parolin, P., Junk, W.J. 2013. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography*.

Wright, A., Poli, R., Stephens, C., Langdon, W. B., Pulavarty S. 2004. An Estimation of Distribution Algorithm Based on Maximum Entropy. Disponível em <<http://cswww.essex.ac.uk/staff/rpoli/papers/geccowright2004.pdf>>. Acesso em 5 de Abril de 2008.

Worbes, M., Klinge, H., Revilla, J.D., Martius, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *J Veg Sci*3: 553–564

Zhao M., Heinsch F.A., Nemani R.R., Running S.W. 2005. Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote Sensing of Environment*, 95: 164–176

Zhou, Y. C., Narumalani, S., Waltman, W. J., Waltman, S. W., Palecki, M. A. A GIS-based Spatial Pattern Analysis Model for eco-region mapping and characterization. *International Journal of Geographical Information Science*. 17 n 5, p. 445-462, 2003. Disponível em: <http://www.informaworld.com/smpp/content~content=a713811795~db=all>.

Acesso em: 09 set 2012

## Legendas de Figuras

- Figura 1. Mapa das ecorregiões com a distribuição real das espécies para cada tipo de ambiente. Pontos pretos representam os registros georreferenciados de todas as espécies utilizadas neste estudo..... 26
- Figura 2. Ordem de importância das variáveis utilizadas para a modelagem de adequabilidade de habitat e distribuição potencial das espécies. .... 27
- Figura 3. Mapa das espécies com distribuição potencial menos ampla (8% a 16% da área do neotrópico): A. *Rinoreaocarpus ulei*; B. *Amanoa oblongifolia*; C. *Calythranthes cuspidata*; D. *Laetia procera* ..... 31
- Figura 4. Mapa das espécies com distribuição potencial mais ampla (até 33% da área do neotrópico): A. *Guarea guidonia*; B. *Pera coccínea*; C. *Hirtella racemosa*; D. *Mezilaurus itauba* ..... 31

## Legendas de tabelas

- Tabela 1. Espécies indicadoras nos ambientes de várzea e igapó de acordo com o IndVal; Inundação, dias aos quais essas espécies passam inundadas no campo anualmente; IndVal, valor gerado indicando quão correspondentes essas espécies são aos ambientes aos quais foram apontadas como indicadoras( 0 a 100%)..... 24
- Tabela 2. Número de ecorregiões com pelo menos uma espécie indicadora, área e contribuição proporcional da distribuição potencial. .... 29
- Tabela 3. Ocorrência das espécies indicadoras de cada ambiente por ecorregiões. .... 30

## Apêndice

**Tabela 1. Ocorrência de famílias do inventário MAUA e o ecossistemas em que aparecem dando ênfase as exclusivas da várzea ou igapó.**

<b>família</b>	<b>ecossistema</b>
Anacardiaceae	igapo
Anacardiaceae	varzea

Annonaceae	igapo
Annonaceae	varzea
Apocynaceae	igapo
Apocynaceae	varzea
Aquifoliaceae	igapo
Arecaceae	igapo
Arecaceae	varzea
Bignoniaceae	igapo
Bignoniaceae	varzea
Bixaceae	varzea
Boraginaceae	igapo
Boraginaceae	varzea
Burseraceae	igapo
Burseraceae	varzea
Calophyllaceae	igapo
Calophyllaceae	varzea
Capparaceae	igapo
Caryocaraceae	igapo
Caryocaraceae	varzea
Celastraceae	igapo
Celastraceae	varzea
Chrysobalanaceae	igapo
Chrysobalanaceae	varzea
Clusiaceae	igapo
Clusiaceae	varzea
Combretaceae	igapo
Combretaceae	varzea
Dichapetalaceae	varzea
Ebenaceae	igapo
Ebenaceae	varzea
Elaeocarpaceae	igapo
Elaeocarpaceae	varzea
Erythroxilaceae	igapo
Erythroxilaceae	varzea
Euphorbiaceae	igapo
Euphorbiaceae	varzea
Fabaceae	igapo
Fabaceae	varzea
Flacourtiaceae	varzea
Goupiaceae	igapo
Goupiaceae	varzea
Humiriaceae	igapo
Icacinaceae	igapo
Icacinaceae	varzea
Lacistemataceae	varzea



Lamiaceae	igapo
Lamiaceae	varzea
Lauraceae	igapo
Lauraceae	varzea
Lecythidaceae	igapo
Lecythidaceae	varzea
Leguminosae	igapo
Linaceae	igapo
Loganiaceae	igapo
Malpighiaceae	igapo
Malpighiaceae	varzea
Malvaceae	igapo
Malvaceae	varzea
Melastomataceae	igapo
Meliaceae	igapo
Meliaceae	varzea
Mimosaceae	igapo
Moraceae	igapo
Moraceae	varzea
Myristicaceae	igapo
Myristicaceae	varzea
Myrtaceae	igapo
Myrtaceae	varzea
Ochnaceae	varzea
Olacaceae	igapo
Olacaceae	varzea
Opiliaceae	igapo
Phyllanthaceae	igapo
Phyllanthaceae	varzea
Polygonaceae	igapo
Polygonaceae	varzea
Proteaceae	igapo
Proteaceae	varzea
Rubiaceae	igapo
Rubiaceae	varzea
Rutaceae	igapo
Rutaceae	varzea
Salicaceae	igapo
Salicaceae	varzea
Sapindaceae	igapo
Sapindaceae	varzea
Sapotaceae	igapo
Sapotaceae	varzea
Simaroubaceae	igapo
Simaroubaceae	varzea

Styracaceae	igapo
Theaceae	igapo
Urticaceae	varzea
Verbenaceae	igapo
Violaceae	igapo
Violaceae	varzea
Vochysiaceae	igapo
Vochysiaceae	varzea
<hr/>	
total: 60	

**Tabela 2. Todas as bibliografias que continham as espécies utilizadas, com seu bioma e coordenada geográfica.**

key	dec_lat	dec_long	bioma	ref
BFW_1	-1,13	-48,17	AM	Santos e Jardim 2006
BFW_10	-1,20	-48,30	AM	Cattanio et al. 2002
BFW_11	-1,20	-48,30	AM	Cattanio et al. 2002
BFW_13	-1,20	-48,30	AM	Pires & Koury 1959
BFW_14	-1,20	-48,30	AM	Black et al. 1950
BFW_2	-0,09	-50,23	AM	Gama et al. 2002
BFW_21	-3,25	-60,46	AM	Worbes et al. 1992
BFW_24	-3,23	-60,40	AM	Revilla 1991
BFW_25	-3,25	-60,46	AM	Revilla 1991
BFW_27	-3,23	-66,05	AM	Assis unpubl.
BFW_28	-3,37	-67,48	AM	Assis unpubl.
BFW_29	-2,58	-64,55	AM	Ayres 1993
BFW_3	-0,09	-50,23	AM	Gama et al. 2003
BFW_30	-2,58	-64,55	AM	Ayres 1993
BFW_44	-7,38	-72,40	AM	Campbell et al. 1992
BFW_45	-7,38	-72,40	AM	Campbell et al. 1992
BFW_47	1,46	-61,02	AM	Damasco et al. 2013
BFW_48	-2,11	-59,01	AM	Targhetta unpubl.
BFW_49	-2,11	-59,01	AM	Targhetta unpubl.
BFW_50	-2,10	-59,01	AM	Targhetta unpubl.
BFW_51	-2,15	-59,02	AM	Targhetta unpubl.
BFW_52	-2,14	-59,00	AM	Targhetta unpubl.
BFW_54	-4,12	-65,08	AM	Assis unpubl.
BFW_57	1,48	-68,71	AM	Stropp et al. 2011
BFW_58	-2,37	-60,53	AM	Montero et al. unpubl.
BFW_59	-0,41	-63,09	AM	Montero et al. unpubl.

BFW_6	-1,26	-48,39	AM	Almeida et al. 2004
BFW_60	0,23	-63,50	AM	Montero et al. unpubl.
BFW_62	-2,55	-59,53	AM	Brito 2010
BFW_7	-0,15	-49,39	AM	Almeida et al. 2004
BFW_83	-20,24	-47,24	CERR	Teixeira & Rodrigues 2006
BFW_86	-15,56	-48,02	CERR	Sampaio et al. 2000
BFW_87	-15,52	-48,00	CERR	Sampaio et al. 2000
BFW_9	-1,20	-48,30	AM	Cattanio et al. 2002
BFW_91	-19,22	-45,19	CERR	Vilela et al. 1999
BFW_92	-18,47	-48,08	CERR	Rodrigues et al. 2010
BWF_2	-3,15	-59,58	AM	Gama et al. 2002
BWF_26	-4,24	-61,88	AM	Assis unpubl.
BWF_27	-3,23	-61,88	AM	Assis unpubl.
BWF_28	-3,37	-66,05	AM	Assis unpubl.
BWF_3	-0,09	-67,48	AM	Gama et al. 2003
BWF_61	0,46	-62,29	AM	Montero et al. unpubl.
BWF_63	-8,49	-63,56	AM	Santos 2007
BFW_95	-15,37	47,48	CERR	De Paula et al. 1993
BFW_101	-1,2	48,3	AM	Pires & Koury 1959
BFW_12	-15,56	47,55	CERR	Felfili 1995
BFW_76	-15,56	47,56	CERR	Silva Junior 2005
BFW_85	-10,48	49,37	CERR	Brito et al. 2008

**Tabela 3: Locais dos inventários MAUA, seus respectivos números de estação hidrológica da ANA e período utilizado para realização do trabalho.**

Local	Estação ANA	Período	
Anavilhanas	14840000	01/02/2010	01/03/1985
Aracá	14480002	01/02/2013	01/03/1988
Barcelos	14480002	01/09/2010	01/10/1985
Cuiuni	14480002	01/04/2012	01/05/1987
Jufari	14710000	01/01/2007	01/02/1982
Juruá	12840000	01/08/2010	01/09/1995
Jutai	11500000	01/09/2010	01/10/1995
Purus	13990000	01/07/2009	01/08/1994
Rio Branco	14710000	01/04/2011	01/05/1984
Sta. Isabel	14420000	01/07/2009	01/08/1984
Tapajós	17650000	01/10/2011	01/11/1983
Tefé	15030000	01/01/2010	01/02/1985

## Referências Bibliográficas

- Assis, R. L., Wittmann, F., Piedade, M. T. F., Haugaasen, T. 2014. Effects of hydroperiod and substrate properties on tree alpha diversity and composition in Amazonian floodplain forests. *Plant Ecology*, 215(10). doi:10.1007/s11258-014-0415-y
- ANA-Agência Nacional de Águas. 2010. Hydrological data base. Disponível em: <http://hidroweb.ana.gov.br>. Acesso em 02/02/2014
- Adis, J. 1984. Seasonal igapo-forests of Central Amazonian black-water rivers and their terrestrial arthropod fauna. In: SIOLI, H. (ed.) *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. The Hague 6: 246-268.
- Ayres, J.M.C. 1993. As matas de várzea do Mamirauá. In: *Estudos de Mamirauá*. Sociedade Civil Mamirauá. Brasília, DF: 1: 1–123.
- Bailey, R. G. 2005. Identifying ecoregion boundaries. *Environmental Management*, v. 34, p. S14-S26 2005. Disponível em: <http://www.fs.fed.us/rm/analytics/publications/identifyingecoregionboundaries.pdf>. Acesso em: 08 set 2008. Suppl. 1
- Balslev H, Lutteyn J, Yllgaard B, Holm-Nielsen L (1987) Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Bot* 92:37–57
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales statistical reports. *Ecology* 85(7): 1826-1832.
- Burke, M.K., King, S.L., Gartner, D., Eisenbies, M.H. 2003. Vegetation, soil, and flooding relationships in a blackwater floodplain forest. *Wetlands* 23:988–1002

- Campbell, D.G., Daly, D.C., Prance, G.T., Maciel, U.N. 1986. Quantitative ecological inventory of terra firme and várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38:369–393
- Campbell, I.C., Poole, C., Giesen, W., Valbo-Jorgensen, J. 2006. Species diversity and ecology of Tonle Sap Great Lake, Cambodia. *Aquat Sci* 68:355–373
- De Simone, O., Hasse, K., Müller, E., Junk, W. J., Hartmann, K., Schreiber, L., Schmidt, W., 2003. Apoplastic barriers and oxygen transport properties of hypodermal cell walls in roots from four Amazonian tree species. *Plant Physiology* 132(1): 206–217.
- Deleo, J.M. 1993. Receiver operating characteristic laboratory (ROCLAB): software for developing decision strategies that account for uncertainty. *Proceedings of the Second International Symposium on Uncertainty Modelling and Analysis*, pp. 318–25.
- Dinerstein, E., Olson, D.M., Graham, D.J., Webster, A.L., Primm, S.A., Bookbinder, M.P., Ledec, G. 1995. Ecoregions of Latin America and the Caribbean (inset map). In: *A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*, TheWorld Bank, Washington, DC
- Dormann, F., McPherson, J., Araújo, M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30(5): 609-628.

- Dufrene, M. Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Efron, B. 1982. *The Jackknife, the Bootstrap and Other Resampling Plans*. Society of Industrial and Applied Mathematics CBMS-NSF Monographs, 38.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., DudićK, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. Mcc., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., SoberoñN, J., Williams, S., Wisz, M. S., Zimmermann, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Elith, J., Leathwick, J. 2009. R. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40, 677-697
- Erickson, R.O. 1945. The *Clematis fremontii* var. *Riehlii* population in the Ozarks. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 32: 413–460.
- Ewing, K. 1996. Tolerance of four wetland plant species to flooding and sediment deposition. *Environmental and Experimental Botany* 36: 131–146.
- Ferreira, C. A. C. 1997. *Variação florística e fisionômica da vegetação de transição campina, campinarana e floresta de terra firme na Amazônia central, Manaus (AM)*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.

- 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. 2002. Germinação e adaptações metabólicas e morfo-anatômicas em plântulas de *Himatanthus succuba*(Spruce) Wood., de ambientes de várzea e terra firme na Amazonia Central. MSc Thesis, Universidade do Amazonas (UA), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, 95.
- Fittkau, E.J., Junk, W. J., Klinge, H., Sioli, H. 1975. Substrate and vegetation in the Amazon region. In:Dierschke, H. (ed.) Vaduz, J. Cramer .Vegetation und substrat.: 73- 90.
- Forman, R.T.T. 1964. Growth under controlled conditions to explain the hierarchical distributions of a moss, *Tetraphis pellucida*. *Ecol. Mono.* 34: 1–25
- Furch K, Junk W.J. 1997. Physico-chemical conditions in floodplains lakes. In: Junk WJ, ed. *The Central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system.* Ecological Studies 126. Springer. Berlin: 69–108.
- Godoy, J.R., Petts, G., Salo, J. 1999. Riparian flooded forests of the Orinoco and Amazon basins: a comparative review. *Biodiversity and Conservation*: 8, 551-586.
- Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A. 2000. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation.* Leiden: Backhuis,1.

- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazônia. *Biotropica*, 10(3):170-183.
- Goulding, M. 1980. Interactions of fishes with fruits and seeds. In Goulding, M. (ed.), *The fishes and the forest: Explorations in Amazonian natural history*. Univ. of California Press, Berkeley: 217–232.
- Haugaasen, T., Peres, C.A. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil. *Act. Amaz.* 36: 25–36.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005 Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climat.* 25: 1965-1978 doi: 10.1002/joc.1276.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In Diamond, J. and Case, T.J. eds. *Community Ecology*, Harper and Row, NY: 19: 314-329
- Hubbell, S. P. 1995. Toward a global research strategy on the ecology of natural tropical forests to meet conservation and management needs. In A. Lugo and C. Lowe, eds. *Tropical Forests: Management and Ecology*. Ecological Studies. Springer-Verlag, New York 112: 423-438
- Hutchings, M. J. 1997. The structure of plant populations. In: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford: 325–358.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE. 2011. Geoestatística de recursos naturais da Amazônia Legal. Disponível em:



[http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/recursosnaturais/diagnosticos\\_levantamentos/amazonia\\_legal/amazonia\\_legal.pdf](http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/recursosnaturais/diagnosticos_levantamentos/amazonia_legal/amazonia_legal.pdf).

Acesso em: 12 de set. 2012.

Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Solomon, S., Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, Tignor, M., Miller, H.L. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Jackson M.B., Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology* 1: 274–287.

Jackson, M. B., Colmer T.D. 2005. Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress. *Annals of Botany*, 96(4), 501-505.

Janzen. D. H., 1974. Tropical Blackwater Rivers, Animals, and Mast Fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6(2): 69-103

Junk, W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In: Holm-Nielsen L.B. et al. (eds.), *Tropical Forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press London: 47-64.

Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fishers and Aquatic*, 106: 110-127.

- Junk, W. J., Piedade, M. T. F. 1997. An Introduction to South American wetland Forest: distribution, definitions and general characterization. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. (eds.) Amazonia floodplain forest: ecophysiology, biodiversity and Sustainable Management. Ecological Studies Berlin: Springer 210: 4-24.
- Junk, W.J. 2000. The central Amazon River floodplain: Concepts for the sustainable use of its resources. In: Junk, W.J., Ohly, J.J., Piedade, M.T.F., Soares, M.G.M. (eds.). The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management. Backhuys Publ. Leiden: 75-94.
- Junk, W.J., Cunha, C.N., Wantzen, K.M., Petermann, P, Strüssmann, C., Marques, M.I., Adis, J. 2006. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. Aquatic Sciences 68: 278-309.
- Junk, W. J., Piedade, M.T.F., Schöngart, J., Cohn-Haft, M., Adeney, J.M., Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. Wetlands 31: 623-640.
- Jaynes, E.T. 1957. Information theory and statistical mechanics. Phys. Rev., 106: 62-630.
- Kalliola, R., Salo, J., Puhaka, M., Rajasilta, M. 1991. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. Journal of Ecology 79: 877-901.
- Koeling, R. 2000. Chunking with maximum entropy models. Proceedings of CoNLL-2000 and LLL-2000, pp 139-141.

- Kozlowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. *Flooding and plant growth*. Academic Press. New York: 129–163.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* 63: 285-304.
- Kubitzki, K., Ziburski, A. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26(1): 30-43.
- Loveland, T. R., Merchant, J. M. 2004. Ecoregions and ecoregionalization: Geographical and ecological perspectives. *Environmental Management*, v. 34, p. S1-S13 2004. Disponível em: <http://www.springerlink.com/content/dpd2mwk236ledn6g>. Acesso em: 08 set 2008. Supl. 1.
- Machado, K.S., 2010. Estrutura composição florística de uma floresta de terra firme na reserva de desenvolvimento sustentável Amanã, Amazonia Central.
- Mannheimer, S., Bevilacqua, G., Caramaschi, E. P., Scarano, F. R. 2003. Evidence for seed dispersal by the catfish *Auchenipterichthys longimanus* in an Amazonian lake. *Journal of Tropical Ecology* 19: 215–218.
- McGeoch, M. A., Rensburg, B.J.V., Botes, B. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*. 39 (4): 661-672.
- Melack, J.M., Hess, L.L. 2010. Remote sensing of the distribution and extent of wetlands in the Amazon basin. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F.,

- Schöngart, J., Parolin, P. (eds.) Central Amazonian floodplain forest: ecophysiology, biodiversity and sustainable management. New York. Springer 210: 43-60.
- Mitsch, W. J., Gosselink, J. G. 2000. The value of wetlands : importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics*, 35(200), 25–33.
- Moegenburg, S. M. 2002. Spatial and temporal variation in hydrochory in Amazonian floodplain forest. *Biotropica* 34: 606–612.
- Moreira, F. M. S., Silva, M. F., Faria, S. M. D. 1992. Occurrence of nodulation in legume species in the Amazon region of Brazil. *New Phytologist* 121: 563–570.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Fonseca, G. A. B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. - *Nature* 403: 853-858.
- Newton, P., Peres, C. A., Desmoulière, S. J. M., Watkinson, A. R. 2012. Cross-scale variation in the density and spatial distribution of an Amazonian non-timber forest resource. *Forest Ecology and Management* 276: 41-51.
- Oliveira Wittmann, A., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. 2007. Patterns of structure and seedling diversity along a flooding and successional gradient in Amazonian floodplain forests. *Pesquisas. Botânica* 58: 119-138.
- Oliveira Wittmann, A., Lopes, A., Conserva, A. S., Wittmann, F., Piedade, Maria T. F. 2010. Seed germination and seedling establishment of Amazonian floodplain trees. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (ed.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. Amazonian Floodplain Forests:

Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies).  
Netherlands: Springer: 259-280.

Olson, D. M., Dinerstein, E. 2002. The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. - *Ann. Mo. Bot. Gard.* 89: 199-224.

Omerick, J.M., 1995. Ecoregions: a spatial framework for environmental management.  
In: Davis, W., Simon, T.P. (Eds.), *Biological Assessment and Criteria: Tools for Water Resource Planning and Decision Making*. Lewis Publishing, Boca Raton, pp. 31–47.

Parolin P., Junk, W.J. 2002. The effect of submergence on seed germination in trees from Amazonian floodplains. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi Serie Botanica* 18: 321–329.

Parolin, P., Oliveira, A.C., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Junk, W.J. 2002. Pioneer trees in Amazonian floodplains: Key species form monospecific stands in different habitats. *Folia Geobotanica* 37: 225-238.

Parolin, P., De Simone, O., Haase, K., Waldhoff, D., Rottenberger, S., Kuhn, U., Kesselmeier, J., Schmidt, W., Piedade, M.T.F., Junk, W.J. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. *The Botanical Review* 70: 357–380.

Parolin, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of botany*, 103(2), 359–76.

Parolin, P., Wittmann, F. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants*.

- Parolin, A. P., Simone, O. D., Haase, K., Waldhoff, D., Rottenberger, S., Kuhn, U., Kleiss, B., Schmidt, W., Piedade, M. T. F., Junk, W. J. 2012. Central Amazonian Floodplain Forests : Tree Adaptations in a Pulsing System Published by : Springer on behalf of New York Botanical Garden Press Central Amazonian Floodplain Forests : Tree Adaptations in a Pulsing System 70(3): 357-380.
- Peixoto, J. M. A., Nelson, B. W., Wittmann, F., Leduc, R. 2009. Análise da evolução espectral da sucessão da vegetação a partir da colonização das espécies pioneiras e ao longo do seu desenvolvimento, em uma floresta de várzea na região do médio rio Solimões. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 14. (SBSR). Natal. INPE: 2889-2896.
- Phillips, S. J., Dudík, M., Schapire, R.E. 2004. A Maximum Entropy Approach to Species distribution modeling. Proceedings of the 21st International Conference on machine Learning, pp. 43-48. ACM Press, NY.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 190: 231-259.
- Piedade, M. T. F., Junk, W. J., Parolin, P. 2005. Ecologia, zonação e colonização da vegetação arbórea das Ilhas Anavilhanas. Pesquisas. Botânica 56: 117-144.
- Piedade, M. T. F., Parolin, P., Junk, W. J. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black-water floodplains. Revista de Biología Tropical 54: 1171-1178.

- Piedade, M. T. F., Ferreira, C. S., Wittmann, A. O., Buckeridge, M. S., Parolin, P. 2010. Biochemistry of Amazonian Floodplain Trees. In: Junk, W; Piedade, MTF; Wittmann, F; Schoengart, J; Parolin, P. (eds.). Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies). Dordrecht: Springer: 123-134.
- Pitman, N. C. A., Terborgh, J. W., Silman, M. R., Nunez, P. 1999. Tree Species Distributions in an Upper Amazonian Forest. *Ecology* 80(8): 2651-2661.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R., Nunez, P.V., Neill, D.A., Cerón, C.E., Palacios, W.A., Aulestia, M. 2002. A comparison of tree species diversity in two upper Amazonian forests. *Ecology*, 83, 3210–3224.
- Prance, G.T. 1979. Notes on vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31: 26-38
- Prance, G. T. 1992. The phytogeography of savanna species of neotropical Chrysobalanaceae. - In: Furley, P.A. et al. (eds), Nature and dynamics of forest-savanna boundaries. Chapman & Hall London: 295-330.
- R Development Core Team. 2005. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R 567 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL: 568 <http://www.R-project.org>.
- Ribeiro, J. E. L. S., Hopkins, M.J. G., Vicentini, A., Sothers, C. A., Costa, M. A. S., Brito, J. M., Souza, M. A. D., Martins, L.H., Lohmann, L. G., Assunção, P.A., Pereira, E. C., Silva, C. F., Mesquita, M. R. & Procópio, L. C. 1999. Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. INPA-DFID, Manaus.

- Running, S.W., Nemani, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M., Hashimoto, H. 2004. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *BioScience*, 6, v. 54: 547-560.
- Salo, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y., Niemelä, P., Puhakka, M., Coley, P.D. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254–258.
- Scarano, F.R., Cattanio, J.H., Crawford, R. M. M. 1994. Root carbohydrate storage in young saplings of an Amazonian tidal várzea forest before the onset of the wet season. *Acta Botanica Brasilica* 8: 129-139
- Scarano, F.R., Rios, R. I., Esteves, F. A. 1998. Tree species richness, diversity and flooding regime: Case studies of recuperation after anthropic impact in Brazilian flood-prone forests. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 24: 223-235.
- Scarano, F.R., Pereira, T. S., Rocas, G. 2003. Seed germination during flotation and seedling growth of *Carapa guianensis*, a tree from flood-prone forests of the Amazon. *Plant Ecology* 168: 291–296.
- Schongart, J., Piedade, M. T. F., Ludwigshausen, S., Horna, V., Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18(4): 581-597.
- Sculthorpe C.D. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. London: Edward Arnold.
- Sioli, H. 1968. Principal biotopes of primary production in the waters Amazonia. *Recent Adv. Trop. Ecol., The Int. Soc. Trop. Ecol.*, 591-600.



- Sioli, H. 1975. Tropical river: The Amazon. In: Whitton, B. A. (ed.). *River Ecology*. California, California, USA: 461-488
- Silva J.M.C., Rylands, A. B., Fonseca, G. A. B. 2005. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. *Megadiversidade* 1:124-131.
- Terborgh, J., Andresen, E. 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *J. Tropical Ecology*. 14: 645-664.
- Ter Steege, H. et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342. doi:10.1126/science.1243092
- The Nature Conservancy, 2014. Terrestrial ecoregions of the world.([http://maps.tnc.org/gis\\_data.html](http://maps.tnc.org/gis_data.html)). Acesso em: 10/09/2014
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.C., Hernandez, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magard, E., Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *J. Ecol.* 92, 214–229.
- Willis, K.J., Whittaker, R.J., 2002. Species diversity scale matters. *Science* 295, 1245–1248.
- Wittmann, F., Anhuf D., Junk W. J. 2002. Tree species distribution and community structure of Central Amazonian várzea forests. *Journal of Tropical Ecology* 18: 805–820.
- Wittmann, F., Junk, W.J., Piedade, M.T.F. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *For Ecol Manage* 196:199–212

- Wittmann, F., Parolin, P. 2005. Aboveground roots in Amazonian floodplain trees. *Biotropica* 37(4): 609-619.
- Wittmann, F, Schöngart, J, Montero, J.C, Motzer T., Junk, W.J., Piedade, M.T.F. Queiroz, H.L., Worbes, M. 2006 Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon basin. *Journal of Biogeography*. 33, 1334-1347.
- Wittmann, F., Zorzi, B.T., Tizianel, F.A.T., Urquiza, M.V.S., Faria, R.R. et al. 2008. Tree species composition, structure, and aboveground wood biomass of a riparian forest of the lower Miranda River, Southern Pantanal, Brazil. *Folia Geobot* 43:397–411
- Wittmann, A. O., Lopes, A., Conserva, A. S., Wittmann, F., Piedade, Maria T. F. 2010. Seed germination and seedling establishment of Amazonian floodplain trees. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (ed.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. Netherlands: Springer: 259-280.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Junk, W. J. 2010. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of Amazonian floodplain forests. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Org.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management (Ecological Studies)*. *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity*

and Sustainable Management (Ecological Studies). Netherlands: Springer: 61-105.

Wittmann, F. 2012. Tree species composition and diversity in Brazilian freshwater floodplains. In Pagano, M. (ed.), *Mycorrhiza: Occurrence in Natural and Restored Environments* Chapters Books. Nova Science Publishers: 223-264.

Wittmann, F., Householder, E., Piedade, M.T.F., Assis, R.L., Schöngart, J., Parolin, P., Junk, W.J. 2012. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography*.

Worbes, M. 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana* 9: 459–484.

Worbes, M., Klinge, H., Revilla, J.D., Martius, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 3: 553-564.

Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In Junk, W. J. (ed.), *The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Ecological Studies, 126. Springer Verlag, Heidelberg: 223-266

Wright, A., Poli, R., Stephens, C., Langdon, W. B., Pulavarty S. 2004. An Estimation of Distribution Algorithm Based on Maximum Entropy. Disponível em <<http://cswww.essex.ac.uk/staff/rpoli/papers/geccowright2004.pdf>>. Acesso em 5 de Abril de 2008.

Zhao, M., Heinsch, F.A., Nemani, R.R., Running, S.W. 2005 Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote Sensing of Environment*, 95: 164–176

Zhou, Y. C., Narumalani, S., Waltman, W. J., Waltman, S. W., Palecki, M. A. A GIS-based Spatial Pattern Analysis Model for eco-region mapping and characterization. *International Journal of Geographical Information Science*, v. 17, n. 5, p. 445-462, Jul-Aug 2003. Disponível em: <http://www.informaworld.com/smpp/content~content=a713811795~db=all>.

Acesso em: 09 set 2008

Zweig, M.H., Campbell, G. 1993 Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clin. Chem.*, 39 (4) (1993), pp. 561–577



## AULA DE QUALIFICAÇÃO

### PARECER

Aluno(a): NATÁLIA DE CASTRO  
Curso: ECOLOGIA  
Nível: MESTRADO  
Orientador(a): FLORIAN WITTMANN  
Co-orientador(a): MARIA TERESA FERNÁNDEZ PIEDADE

**Título:**

“Relação da tolerância de espécies arbóreas à inundação com sua distribuição em ecossistemas neotropicais”


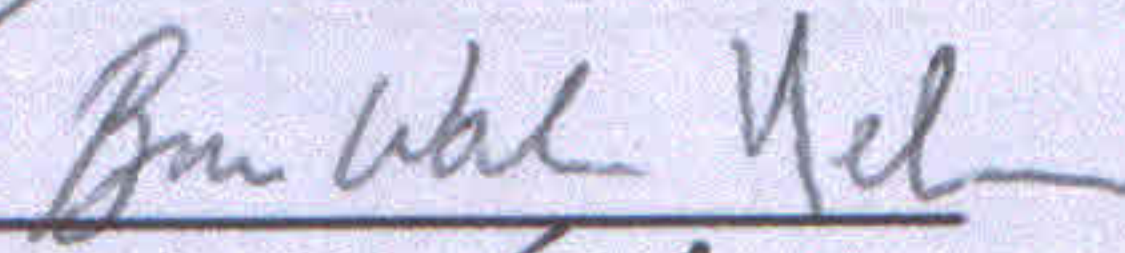

**BANCA JULGADORA:**

**TITULARES:**

Flávia Regina Capelotto Costa (INPA)  
Bruce Walker Nelson (INPA)  
Michael John Gilbert Hopkins (INPA)

**SUPLENTE:**

Veridiana Vizoni Scudeller (UFAM)  
Keillah Mara do Nascimento Barbosa (Uni NiltonLins)

	PARECER	ASSINATURA
Flávia Regina Capelotto Costa (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	
Bruce Walker Nelson (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	
Michael John Gilbert Hopkins (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	
Veridiana Vizoni Scudeller (UFAM)	<input type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	_____
Keillah Mara do N. Barbosa (Uni NiltonLins)	<input type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	_____

Manaus(AM), 09 de abril de 2013

OBS: A banca sugere melhorar a conexão entre perguntas, hipóteses e análises, que na forma atual não são claras.



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA  
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL  
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

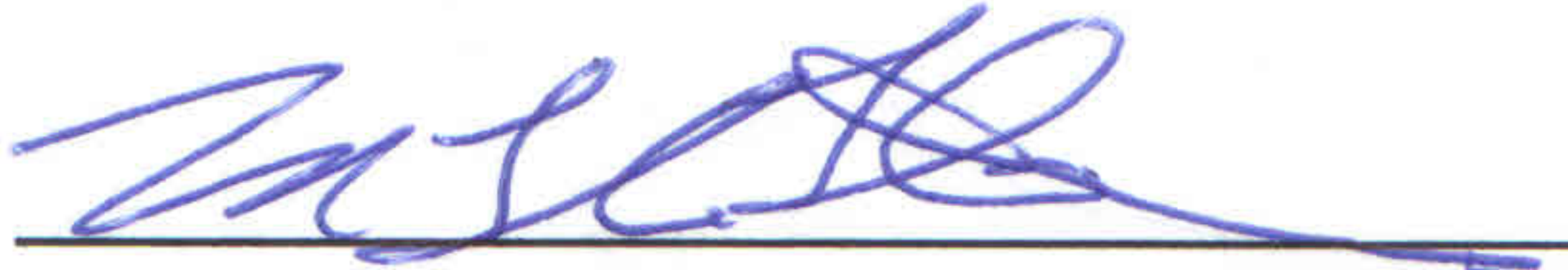
Aos 23 dias do mês de outubro do ano de 2014, às 14:30 horas, no Auditório da Biblioteca do INPA, Campus I, INPA/Aleixo, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Michael John Gilberto Hopkins**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). **Veridiana Scudeller**, da Universidade Federal do Amazonas - UFAM, e o(a) Prof(a). Dr(a). **Juliana Schiett de Almeida**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Carlos Eduardo Barbosa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Federal, e o(a) Prof(a). Dr(a). Flávia Regina Capellotto Costa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** de **NATALIA DE CASTRO**, intitulado: **“Relação entre a tolerância de espécies arbóreas à inundação e sua distribuição em ecossistemas neotropicais”** orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). Florian Karl Wittmann do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA e co-orientado pelo(a) Prof.(a) Dr(a). Maria Teresa Fernandez Piedade.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A)                       REPROVADO(A)  
 POR UNANIMIDADE                       POR MAIORIA

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

Prof(a).Dr(a). Michael John Gilberto Hopkins



Prof(a).Dr(a). Veridiana Scudeller



Prof(a).Dr(a). Juliana Schiett de Almeida



Prof(a).Dr(a). Carlos Eduardo Barbosa



Prof(a).Dr(a). Flávia Regina Capellotto Costa



Coordenação PPG-ECO/INPA

**Albertina Pimentel Lima**  
Coord. do Programa de Pós-Graduação  
em Ecologia-ECO/INPA  
PG. Nº 258/2014