



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

**ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DO
GRADIENTE DE INUNDAÇÃO EM FLORESTAS DE ÁGUA PRETA NA AMAZÔNIA
CENTRAL E ORIENTAL**

Sthefanie do Nascimento Gomes de Souza

MANAUS- AM

2023

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

**ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DO
GRADIENTE DE INUNDAÇÃO EM FLORESTAS DE ÁGUA PRETA NA
AMAZÔNIA CENTRAL E ORIENTAL**

Sthefanie do Nascimento Gomes de Souza

Dissertação apresentada ao programa de pós-graduação em Ecologia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como requisito final para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia)

Coorientador: Dr. Thiago André (Universidade de Brasília)

Coorientador: Dr. Adriano Costa Quaresma (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia)

MANAUS-AM

2023

FICHA CATALOGRÁFICA

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)



S729e Souza, Sthefanie do Nascimento Gomes.

Estrutura filogenética de comunidades arbóreas ao longo do gradiente de inundação em florestas de água preta na Amazônia central e oriental / Sthefanie do Nascimento Gomes de Souza; orientadora. Maria Teresa Fernandez Piedade; coorientador Thiago José de Carvalho André, Adriano Costa Quaresma. - Manaus: [s.l.], 2023.

2,3 MB
69p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Ecologia) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2023.

1. Filogenia. 2. Igapós. 3. Agrupamento e dispersão. I. Piedade, Maria Teresa Fernandez. II. André, Thiago José de Carvalho. III. Quaresma, Adriano Costa. IV. Título

CDD 577.811 3



PG-ECO-INPA
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA
E INOVAÇÃO



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

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

Aos 29 dias do mês de novembro do ano de 2023, às 09:h00min, via videoconferência, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o Dr. Michael John Gilbert Hopkins, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, o Dr. Diego Sotero de Barros Pinangé, da Universidade Federal do Amazonas – UFAM e o Dr. Bruce Walker Nelson, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, sendo os suplentes o Dr. Gabriel Damasco do Vale, da Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN e a Drª. Veridiana Vizoni Scudeller, da Universidade Federal do Amazonas – UFAM, sob a presidência da orientadora, a fim de proceder a arguição pública do trabalho de DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de STHEFANIE DO NASCIMENTO GOMES DE SOUZA, intitulado: “ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DO GRADIENTE DE INUNDAÇÃO EM FLORESTAS DE ÁGUA PRETA NA AMAZÔNIA CENTRAL E ORIENTAL”, orientada pela Drª. Maria Teresa Fernandez Piedade, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e coorientada pelo Dr. Adriano Costa Quaresma, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e Dr. Thiago José de Carvalho André, da Universidade de Brasília – UnB.

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

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

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

DR. MICHAEL JOHN GILBERT HOPKINS

DR. DIEGO SOTERO DE BARROS PINANGÉ

DR. BRUCE WALKER NELSON

DR. GABRIEL DAMASCO DO VALE

DRª. VERIDIANA VIZONI SCUDELLER

(Coordenação PPG-ECO/INPA)

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, por meio do Programa de Pós-graduação em Biologia (Ecologia), pelo suporte e ambiente propício à pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado, que viabilizou minha dedicação aos estudos.

Ao Grupo de ecologia, monitoramento e uso sustentável de áreas úmidas amazônicas (MAUA), por proporcionar o suporte e a estrutura necessária durante toda a execução do meu mestrado.

À Universidade Federal do Amapá (UNIFAP) e à Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA) pela disponibilidade dos dados coletados no âmbito do projeto Rede Ripária, coordenado pelo Grupo Maua/INPA.

À Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade por sua excelente orientação ao longo dos anos em que estou no Grupo Maua. Seu apoio permitiu meu crescimento acadêmico e aprendizado. Sua disponibilidade, compreensão e orientação foram inestimáveis para a execução bem-sucedida da minha dissertação.

Aos meus coorientadores, Dr. Thiago André e Dr. Adriano Costa Quaresma, pelas valiosas colaborações na elaboração do projeto e desenvolvimento da dissertação.

A toda equipe envolvida no projeto Rede Ripária, incluindo técnicos, alunos de mestrado e doutorado, que contribuíram direta ou indiretamente para a coleta dos dados utilizados neste estudo. Em especial a Ana Luíza Costa que forneceu as informações do banco de dados utilizados também em sua dissertação de mestrado, ao Darlisson Mesquita Batista pelo auxílio durante a realização das análises filogenéticas, a Giuliette Barbosa Mano, Matheus Rosa, Aline Lopes e Layon Oreste Demarchi pelas experiências compartilhadas e auxílio no uso dos programas estatísticos que foram fundamentais para a melhoria deste estudo.

Um agradecimento especial ao meu esposo, Eduardo, por seu companheirismo, incentivo e paciência ao longo de todo esse percurso. Aos meus sogros, seu Joaquim e dona Neuzete pela rede de apoio e pelo carinho dedicado aos meus filhos, Victor Hugo e Maria Eduarda. A presença de vocês foi crucial para a minha dedicação aos estudos. À minha família, em especial à minha mãe, pai (in memoriam) e irmão pelo apoio ao longo dessa jornada. Amo cada um de vocês!

*Dedico aos meus filhos Victor Hugo e Maria Eduarda
que são minha motivação diária.*

Resumo

Os igapós são regiões alagáveis formadas por rios de águas pretas ou claras, destacando-se pela baixa diversidade florística e alto endemismo. Neste estudo, utilizamos métricas de diversidade e estrutura filogenética para investigar a história evolutiva das espécies e analisar os processos que atuam na organização das comunidades de plantas. Analisamos a estrutura filogenética de duas florestas de água preta ao longo do gradiente de inundação anual, na Amazônia central (capítulo 1) e na Amazônia oriental (capítulo 2). Utilizamos um banco de dados de inventários florísticos e de hidrologia coletados no âmbito do projeto Rede ripária no ano de 2018 no rio Abacate, localizado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDSU), e no rio Falsino na Floresta Nacional do Amapá (FLONA do Amapá). Ambos os rios possuem cabeceiras localizadas no Escudo das Guianas e são formados em tempos geológicos distintos. Em cada área de estudo, avaliamos nove parcelas de 0,5 ha (100 m x 50 m), subdivididas em oito subparcelas de 25 x 25 m. A partir da lista de espécies coletadas nas duas sub-bacias, foi elaborada uma matriz de presença e ausência, e gerada uma filogenia a partir do maior banco de dados existente para plantas vasculares disponível (GBOTB - GenBank taxa with a back provided by One Tree of Life). Utilizamos as métricas de riqueza de espécies como proporções do número total de espécies em cada parcela. Calculamos os valores padronizados das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), média da distância filogenética (ses.MPD) e a distância média do vizinho mais próximo (ses.MNTD) para testar se a história de relacionamento entre espécies da comunidade é influenciada pelo alagamento. Além disso, utilizamos a métrica de endemismo filogenético (PE) para verificar a existência de ramos da filogenia que representam táxons com distribuição espacial restrita. Utilizamos regressões lineares simples para testar se as três métricas filogenéticas padronizadas (ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD) foram significativamente relacionadas às variáveis: (1) altura máxima da inundação; (2) profundidade máxima do lençol freático; e (3) amplitude máxima de inundação. Foram observados efeitos significativos relacionados a diversidade e estrutura filogenética nas duas sub-bacias analisadas. Os resultados indicam que a altura e a amplitude da inundação atuam como um fator determinante na estrutura filogenética das florestas do rio Abacate (Amazônia central), onde uma parcela das florestas ripárias mostrou-se agrupada filogeneticamente e onde uma parcela do igapó revelou-se mais diversa filogeneticamente. No rio Falsino (Amazônia oriental), a profundidade máxima do lençol freático mostrou-se como um estruturador filogenético nas comunidades analisadas, onde as florestas ripárias são dispersas filogeneticamente e mais diversas quando comparadas às demais áreas. Em geral, áreas sujeitas a inundações sazonais exibiram não apenas redução na riqueza de táxons, mas também baixa diversidade filogenética e uma distribuição aleatória de linhagens nas comunidades nas duas sub-bacias. As duas sub-bacias apresentaram áreas que abrigam um conjunto de espécies com ramos de distribuição espacial restrita, indicando ausência de parentes próximos na comunidade, sendo a maior média de endemismo filogenético observado no rio Falsino, que também se apresentou como mais diverso filogeneticamente e com formação geológica mais antiga quando comparado ao rio Abacate. Apesar dos dois rios pertencerem à mesma tipologia de áreas alagáveis associadas a rios de água preta, concluímos que essas diferenças refletem a história geomorfológica das sub-bacias.

Palavras-chave: agrupamento; convergência adaptativa; dispersão; endemismo filogenético, história evolutiva, igapós.

Abstract

The igapós are flooded regions formed by rivers with black or clear waters, standing out for their low floristic diversity and high endemism. In this study, we used metrics of diversity and phylogenetic structure to investigate the evolutionary history of species and analyze the processes influencing the organization of plant communities. We analyzed the phylogenetic structure of two blackwater forests along the annual flooding gradient, in the Central Amazon (Chapter 1) and the Eastern Amazon (Chapter 2). We utilized a database of floristic inventories and hydrology collected as part of the Riparian Network project in 2018, focusing on the Abacate River in the Sustainable Development Reserve of Uatumã (RDSU) and the Falsino River in the National Forest of Amapá (FLONA do Amapá). Both rivers have headwaters located in the Guiana Shield and formed in different geological times. In each study area, we assessed nine plots of 0.5 hectares (100 m x 50 m), subdivided into eight subplots of 25 m x 25 m. From the list of collected species in the two sub-basins, we created a presence-absence matrix and generated a phylogeny using the largest available database for vascular plants (GBOTB - GenBank taxa with a back provided by One Tree of Life). We used species richness metrics as proportions of the total number of species in each plot. We calculated standardized values for phylogenetic diversity metrics (ses.PD), mean phylogenetic distance (ses.MPD), and mean nearest taxon distance (ses.MNTD) to test whether the relationship history among community species is influenced by flooding. Additionally, we used the phylogenetic endemism metric (PE) to check for branches in the phylogeny representing taxa with restricted spatial distribution. Simple linear regressions were employed to test whether the three standardized phylogenetic metrics (ses.PD, ses.MPD, and ses.MNTD) were significantly related to the variables: (1) maximum flood height, (2) maximum water table depth, and (3) maximum flood extent. Significant effects related to diversity and phylogenetic structure were observed in the two analyzed sub-basins. The results indicate that flood height and extent act as determining factors in the phylogenetic structure of Abacate River forests (Central Amazon), where a portion of riparian forests showed phylogenetic clustering, and a portion of the igapó revealed higher phylogenetic diversity. In the Falsino River (Eastern Amazon), maximum water table depth emerged as a phylogenetic structuring factor in the analyzed communities, where riparian forests are phylogenetically dispersed and more diverse compared to other areas. In general, areas subject to seasonal flooding exhibited not only a reduction in taxon richness but also low phylogenetic diversity and a random distribution of lineages in communities in both sub-basins. Both sub-basins presented areas housing a set of species with branches of restricted spatial distribution, indicating the absence of close relatives in the community. The highest average phylogenetic endemism was observed in the Falsino River, which also demonstrated higher phylogenetic diversity and older geological formation compared to the Abacate River. Despite both rivers belonging to the same typology of flooded areas associated with blackwater rivers, we conclude that these differences reflect the geomorphological history of the sub-basins.

Keywords: grouping; adaptive convergence; dispersal; Phylogenetic endemism, evolutionary history, igapós.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	6
LISTA DE FIGURAS	7
INTRODUÇÃO GERAL.....	9
OBJETIVO GERAL.....	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	12
CAPÍTULO 1- Papel da altura e amplitude da inundação na estrutura filogenética de árvores em uma sub-bacia da Amazônia Central (Manuscrito formatado de acordo com as normas da revista <i>Acta Amazonica</i>).....	15
CAPÍTULO 2- Soil flooding filters evolutionary lineages from tree communities in Amazonian riparian forests (Manuscrito formatado de acordo com as normas da revista <i>Ecology and Evolution</i>).....	40
SÍNTESE.....	69
MATERIAL SUPLEMENTAR	70

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Tamanho do efeito padronizado das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), média da distância filogenética (ses.MPD) e a distância filogenética média entre os táxons mais próximos (ses.MNTD), índice de endemismo filogenético (PE) e variáveis ambientais observadas nas parcelas do rio Abacate. Valores positivos de ses. PD, ses.MPD sugerem maior diversidade e maior distância filogenética (dispersão), enquanto valores negativos sugerem menor diversidade e menor distância filogenética (agrupamento filogenético). Valores em negrito indicam variação significativa.

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Tamanho do efeito padronizado das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), média da distância filogenética (ses.MPD) e a distância filogenética média entre os táxons mais próximos (ses.MNTD), índice de endemismo filogenético (PE) e variáveis ambientais observadas nas parcelas do Rio Falsino. Valores positivos de ses.PD, ses.MPD sugerem maior diversidade e maior distância filogenética (dispersão), enquanto valores negativos sugerem menor diversidade e menor distância filogenética (agrupamento filogenético). Valores em negrito indicam variação significativa.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. a) Localização da área de estudo na Reserva de desenvolvimento sustentável Uatumã; b) Modelo digital de elevação da superfície (MDE Copernicus); c) Demarcação das parcelas. Fonte: Núcleo de geoprocessamento e modelagem -Grupo MAUA/INPA.

Figura 1. Desenho amostral da distribuição de parcelas de 0,5 ha (100 m x 50 m) subdivididas em oito subparcelas de 625 m² alocadas ao longo das ordens dos rios, sendo os rios de 1^a a 2^a ordem com vegetação de baixio representadas pelo trecho alto, rios de 3^a ordem com condições intermediárias representados pelo trecho médio e rios de 4^a ordem com formações de florestas de igapó representados pelo trecho baixo. O contínuo dos rios corresponde a toda a amostragem realizada desde a nascente até a foz da subbacia. Fonte: Jochen Schöngart/Rede Ripária.

Figura 3. Média da variação anual do gradiente hidrológico nas parcelas amostradas em diferentes trechos na RDS Uatumã.

Figura 4. Árvore filogenética gerada no V.PhyloMaker a partir da megafilogenia GBOTB e a lista de espécies do levantamento florístico do projeto rede Ripária realizado nas parcelas do Rio abacate (Amazônia central). As diferentes cores representam as famílias identificadas.

Figura 5. Coeficientes de correlação de Pearson entre riqueza de espécies e valores métricos brutos: a) diversidade filogenética (PD.obs), b) Coeficientes de correlação de Pearson entre riqueza de espécies e tamanho de efeito padronizado da diversidade filogenética (ses.PD), c) distância filogenética média (MPD.obs), d) tamanho de efeito padronizado da média entre pares (ses.MPD), e) média da distância filogenética mais próxima (MNTD.obs), f) tamanho de efeito padronizado da distância média do táxon mais próximo.

Figura 6. Regressão linear entre as métricas ses.MPD (média da distância filogenética) e as variáveis de amplitude de inundação, profundidade máxima do lençol freático e altura máxima da inundação.

CAPÍTULO 2

Figura 2. a) Localização da área de estudo da Floresta Nacional do Amapá; b) Modelo digital de elevação da superfície (MDE Copernicus); c) Delimitação das parcelas. Fonte: Núcleo de geoprocessamento e modelagem - Grupo MAUA/INPA.

Figura 3. Desenho amostral da distribuição de parcelas de 0,5 ha (100 m x 50 m) subdivididas em oito

subparcelas de 625 m² alocadas ao longo das ordens dos rios, sendo os rios de 1^a a 2^a ordem com vegetação de baixio representadas pelo trecho alto, rios de 3^a ordem com condições intermediárias representados pelo trecho médio e rios de 4^a ordem com formações de florestas de igapó representados pelo trecho baixo. O contínuo do rio corresponde a toda a amostragem realizada desde a nascente até a foz da sub-bacia. Fonte: Jochen Schöngart/Rede Ripária.

Figura 3. Média da variação anual do gradiente hidrológico nas parcelas amostradas em diferentes trechos na FLONA do Amapá.

Figura 4. Árvore filogenética gerada no V.PhyloMaker a partir da megafilogenia GBOTB e a lista de espécies do levantamento florístico do projeto rede Ripária realizado nas parcelas do rio Falsino (Amazônia oriental). As diferentes cores representam as famílias identificadas.

Figura 5. Coeficientes de correlação de Pearson entre riqueza de espécies e valores métricos brutos: a) diversidade filogenética (PD.obs), b) Coeficientes de correlação de Pearson entre riqueza de espécies e tamanho de efeito padronizado da diversidade filogenética (ses.PD), c) distância filogenética média (MPD.obs), d) tamanho de efeito padronizado da média entre pares (ses.MPD), e) média da distância filogenética mais próxima (MNTD.obs), f) tamanho de efeito padronizado da distância média do táxon mais próximo.

Figura 6. Regressão linear entre a métrica de diversidade filogenética (ses.PD) e profundidade do lençol freático.

Introdução geral

Para entender a distribuição e diversidade das espécies diante de mudanças ambientais, a avaliação dos eventos históricos e evolutivos é fundamental (Brown 2014, Relyea e Ricklefs 2021). A composição e diversidade de espécies na Amazônia são influenciadas por fatores como processos biogeográficos, hidrológicos, geomorfologia do ambiente e interações ecológicas, resultando em diferentes histórias evolutivas (Keddy 1992, Worbes et al. 1992, Hoorn et al. 2010, Piedade et al. 2010, Oliveira et al. 2014, Lehtonen et al. 2021). A diversidade filogenética (PD) é uma medida que quantifica a história evolutiva dos organismos com base em sua ancestralidade, indicando o grau de divergência filogenética entre eles (Magurram 2004). Essa medida é obtida pela soma dos comprimentos dos ramos de árvores filogenéticas que conectam todas as espécies de uma comunidade (Faith 1992).

Árvores filogenéticas, ou filogenias, são representações gráficas que ilustram a hipótese evolutiva das relações entre espécies, proporcionando uma visão visual da conexão evolutiva entre organismos em uma comunidade (Webb 2000, Winter 2013). Longos comprimentos dos ramos nessas árvores correspondem a tempos evolutivos maiores e, conseqüentemente, a grupos taxonômicos mais distintos (Faith 1992). Em termos gerais, a diversidade filogenética está frequentemente associada à riqueza de espécies, que representa o número total de espécies em um ambiente específico (Begon et al. 2006), no entanto, é importante discernir sobre a influência da riqueza na diversidade filogenética, isso porque ambientes menos ricos podem possuir diferentes níveis de diversidade filogenética (Polasky et al. 2001; Rodrigues e Gastón, 2002). Com isso, são adotadas métricas padronizadas, visando remover o efeito da riqueza de espécies e concentrar-se exclusivamente na análise da evolução das relações filogenéticas entre as espécies (Kembel et al. 2010). Essas métricas padronizadas proporcionam uma abordagem mais precisa e refinada para avaliar a diversidade filogenética, permitindo uma compreensão mais profunda das complexas interações evolutivas presentes em ecossistemas específicos.

Na Amazônia, a diversidade e estrutura filogenética das comunidades de árvores variam em diferentes escalas e gradientes ambientais (Tuomisto et al. 2003, Fine et al. 2010, Fine e Kembel, 2011, Coronado et al. 2015, Guevara et al. 2016). A importância relativa dos fatores ambientais aumenta à medida que ocorrem diminuições na escala espacial e no tamanho do conjunto de espécies (González-Caro et al. 2021). As áreas de terras firmes constituem a maior extensão Amazônia, exibindo uma alta complexidade e diversidade florística (Araújo et al. 1986). Em contraste, os igapós apresentam uma diversidade reduzida, abrigando muitas espécies endêmicas e são considerados ambientes pouco estudados (Prance 1979, Wittmann et al. 2010). As terras firmes situadas em terrenos acima das inundações dos rios amazônicos podem experimentar um alagamento superficial sazonal nos períodos mais chuvosos, enquanto outras áreas podem sofrer alagamento periódico ou até permanente (Junk et al. 2011). As

áreas periodicamente alagadas, ou áreas alagáveis, ocorrem ao longo dos grandes rios e são classificadas conforme seu status nutricional e tipo de água. Se forem associadas a rios barrentos de origem andina e, por isso, recebem relativamente altas concentrações de nutrientes, constituindo as várzeas (Junk et al. 1989). Se as águas dos rios associados forem pobres e ácidas, constituem os igapós de águas claras ou pretas (Junk et al. 2011).

Os igapós de águas pretas, ecossistemas exclusivos da Amazônia, são influenciados pelo desgaste de rochas sedimentares do Escudo das Guianas com solos pobres em nutrientes (Anderson 1981, Luizão et al. 2007); esses ambientes apresentam baixa diversidade de espécies sendo estas adaptadas à constante inundação (Wittmann et al. 2010, Scudeller e Vegas-Vilarrúbia 2018). O Escudo das Guianas, no Nordeste da América do Sul, é uma das formações geológicas mais antigas, remontando ao Pré-Cambriano ou anterior a ele (Harrington 1962, Irion 1979, Gibbs e Barron 1993). Com rochas ígneas e metamórficas, especialmente granitos e gnaisses, abrange parte dos estados do Amapá, Roraima, Pará e Amazonas, destacando-se por uma flora endêmica (Fanshawe 1952, Prance 1979, Kubitzki 1987, Hammond 2005, Hoorn et al. 2010). Essa região exerce uma influência direta na diversidade dos rios amazônicos, os quais, ao atravessarem terrenos diversos, modelam a composição e dinâmica dos ecossistemas circundantes. A variação na topografia e nas condições hidrológicas da Amazônia desempenha papel central nos padrões de diversidade e na diversificação de linhagens de plantas em diversos habitats (Mori 1990, Ferreira 1991, Funk et al. 2007, Junk et al. 2011).

O pulso de inundação, caracterizado pelo movimento de subida e descida dos rios amazônicos, varia nas diferentes áreas da bacia amazônica, influenciando significativamente a composição florística e a estrutura da vegetação (Junk et al. 1989). A presença ou ausência de água no solo demanda estratégias adaptativas distintas das plantas (Parolin 2009, Taiz et al. 2016), e estudos ressaltam a influência dos fatores hidrológicos na distribuição das plantas amazônicas (Schöngart et al. 2004, Parolin 2009, Fan et al. 2017, Santos et al. 2020). Fatores ambientais e eventos históricos desempenham um papel crucial na extinção ou especiação de organismos, moldando as respostas das diferentes linhagens ao longo do tempo (Vamosi e Vamosi 2011, Wittmann et al. 2013, Dexter et al. 2017). Apesar disso, é raro encontrar estudos que incorporem a influência desses fatores na seleção de espécies, apesar de seu papel fundamental na estruturação das comunidades (Webb 2000, Fine et al. 2005, Guevara et al. 2016). A não consideração desses fatores ambientais pode limitar a compreensão dos processos que moldam a composição e diversidade das espécies em ecossistemas complexos, como os rios amazônicos de água preta, que são geologicamente mais antigos (Irion 1979).

Wittmann (2010) formulou a hipótese de que as espécies arbóreas das florestas de terra firme colonizaram as áreas alagáveis em diferentes períodos evolutivos, resultando em processos adaptativos que levaram ao endemismo e à baixa riqueza de espécies nas áreas de igapós onde a inundação é extrema. Entretanto, estudos filogenéticos que analisam a trajetória evolutiva das espécies encontradas ao longo de um gradiente de inundação desde as florestas ripárias localizadas no interior das terras firmes até os igapós, são desconhecidos. Considerando que a composição e a riqueza de espécies variam significativamente tanto entre como dentro das comunidades das florestas inundáveis na Amazônia (Ferreira et al. 2005, Hoorn et al. 2017, Lobo et al. 2019), e que a diversidade filogenética (PD) de uma comunidade é determinada pelo número de espécies e pela diferença filogenética entre elas, neste estudo avaliamos dois cenários hipotéticos: 1) A presença de uma estrutura filogenética, onde poucas linhagens de árvores evoluíram características que permitem a sobrevivência nas áreas alagáveis, resultando em uma comunidade estruturada filogeneticamente; 2) A ausência de estrutura filogenética, com linhagens independentes de espécies de árvores colonizando esses ambientes, levando a uma convergência de estratégias evolutivas para sobreviver ao alagamento. Este estudo teve como objetivo principal capturar a diversidade e a estrutura filogenética de comunidades arbóreas ao longo de um gradiente de inundação em dois rios de água preta com idades geológicas distintas localizados na Amazônia central e oriental. A análise abrangeu desde as florestas ripárias que margeiam pequenos igarapés de terra firme, com alagamento curto, raso e imprevisível, até os igapós de água preta, onde o alagamento é alto, longo e previsível. A relação desses padrões foi examinada em relação aos gradientes hidrológicos de altura máxima da inundação, profundidade máxima do lençol freático e amplitude máxima da inundação.

Objetivo geral

Analisar a estrutura filogenética das comunidades arbóreas ao longo de um gradiente de amplitude de inundação em rios de água preta localizados na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Uatumã (rio Abacate), na Amazônia Central, e na Floresta Nacional do Amapá (rio Falsino), na Amazônia Oriental.

Específico

Testar se as métricas de estrutura filogenética das comunidades de árvores em dois rios de água preta estão relacionadas com a amplitude de inundação, com a altura da inundação e com a profundidade máxima do lençol freático.

Referências Bibliográficas

- Anderson, A.B. 1981. White-Sand Vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199.
- Araújo, A.P.; Filho, S.J.; Fonseca, W.N. 1986. A vegetação da Amazônia brasileira. *Simpósio do Trópico Úmido*: 135–152.
- Brown, J.H. 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41: 8–22.
- Dexter, K.G.; Lavin, M.; Torke, B.M.; Twyford, A.D.; Kursar, T.A.; Coley, P.D.; et al. 2017. Dispersal assembly of rain forest tree communities across the Amazon basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 2645–2650.
- Fan, Y.; Miguez-Macho, G.; Jobbágy, E.G.; Jackson, R.B.; Otero-Casal, C. 2017. Hydrologic regulation of plant rooting depth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 10572–10577.
- Fanshawe, D.B. 1952. *The Vegetation of British Guiana: A Preliminary Review*. Oxford University Press, 469p.
- Ferreira, L.V. 1991. *O efeito do período de inundação na zanação de comunidades, fenologia e regeneração em uma floresta de igapó na Amazônia Central*. INPA/UFAM, Manaus, 158p.
- Ferreira, L.V.; Almeida, S.S.; Amaral, D.D.; Parolin, P. 2005. Riqueza e composição de espécies da floresta de igapó e várzea da Estação Científica Ferreira Penna: Subsídios para o plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã. *Pesquisas, Botânica* 56: 103–116.
- Fine, P.V.A.; Daly, D.C.; Muñoz, G.V.; Mesones, I.; Cameron, K.M. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of burseraceae trees in the western amazon. *Evolution* 59: 1464.
- Funk, V.A.; Hollowell, T.; Berry, P.; Kelloff, C.; Alexander, S.N. 2007. *Checklist of the plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolivar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana)*. In: *Contributions from the United States National Herbarium*. Smithsonian Institution, Washington, 584p.
- Gibbs, A.K.; Barron, C.N. 1993. *The geology of the Guiana Shield*. In: *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*. Oxford University Press; Clarendon Press, New York: Oxford, 246p.
- González-Caro S, Duivenvoorden JF, Balslev H, et al. Scale-dependent drivers of the phylogenetic structure and similarity of tree communities in northwestern Amazonia". *Journal Ecol.* 2021; 109: 888-899.
- Guevara, J.E.; Damasco, G.; Baraloto, C.; Fine, P.V.A.; Peñuela, M.C.; Castilho, C.; et al. 2016. Low Phylogenetic Beta Diversity and Geographic Neo-endemism in Amazonian White-sand Forests. *Biotropica* 48: 34–46.
- Hammond, D.S. 2005. *Tropical forests of the Guiana Shield: ancient forests in a modern world*. In: Hammond, D.S. (Ed.) CABI Pub, Wallingford, Oxfordshire, UK; Cambridge, MA, 528p.
- Harrington, H.J. 1962. Paleogeographic Development of South America. *AAPG Bulletin* 46: 1773–1814.
- Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; ter Steege, H.; Bermudez, M.A.; Mora, A.; Sevink, J.; et al. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Hoorn, C.; Bogotá-A, G.R.; Romero-Baez, M.; Lammertsma, E.I.; Flantua, S.G.A.; Dantas, E.L.; et al. 2017. The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with

- special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Global and Planetary Change* 153: 51–65.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse in river-floodplain systems. In: Dodge, D.P. (Ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium*, Vol. 106, Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci, p.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.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kelloff, C.L.; Funk, V.A. 2004. Phytogeography of the Kaieteur Falls, Potaro Plateau, Guyana: floral distributions and affinities: Phytogeography of the Kaieteur Falls, Guyana. *Journal of Biogeography* 31: 501–513.
- Kubitzki, K. 1987. Phenylpropanoid Metabolism in Relation to Land Plant Origin and Diversification. *Journal of Plant Physiology* 131: 17–24.
- Labat, D.; Espinoza, J.-C.; Ronchail, J.; Cochonneau, G.; De Oliveira, E.; Doudou, J.C.; et al. 2012. Fluctuations in the monthly discharge of Guyana Shield rivers, related to Pacific and Atlantic climate variability. *Hydrological Sciences Journal* 57: 1081–1091.
- Lehtonen, S.; Muscarella, R.; Moulatlet, G.; Balslev, H.; Tuomisto, H. 2021. Edaphic heterogeneity and the evolutionary trajectory of Amazonian plant communities. *Ecology and Evolution* 11: 17672–17685.
- Luizão, F.J.; Luizão, R.C.C.; Proctor, J. 2007. Soil acidity and nutrient deficiency in central Amazonian heath forest soils. *Plant Ecology* 192: 209–224.
- Oliveira, A.A. de; Vicentini, A.; Chave, J.; Castanho, C.D.T.; Davies, S.J.; Martini, A.M.Z.; et al. 2014. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology* 7: 134–144.
- Parolin, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 103: 359–376.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.; D'Ângelo, S.A.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Barbosa, K.M.D.N.; et al. 2010. Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 165–178.
- Prance, G.T. 1979. Notes on the Vegetation of Amazonia III. The Terminology of Amazonian Forest Types Subject to Inundation. *Brittonia* 31: 26.
- Relyea, R.; Ricklefs, R. 2021. *A Economia Da Natureza*. 8th ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 836p.
- Santos, R.O. dos; De Lima, R.B.; Soares, R.N.; Souza Dantas, B.D.; De Brito, A.C.; Cordeiro, M.V.; et al. 2020. Influence of the soil on the spatial structure of forest species – preliminary results in a terra firme secondary forest plot, Amapá, Brazil. *Southern Forests: a Journal of Forest Science* 82: 179–195.
- Scudeller, V. V., & Vegas-Vilarrúbia, T. 2018. Distribution and β -diversity of tree species in igapó forests (Negro River basin, Brazilian Amazon). *Journal of Vegetation Science*, 29(6), 1052–1064.

- Schöngart, J.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Ayres, J.M.; Hüttermann, A.; Worbes, M. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect: DENDROCLIMATIC RECORD OF AMAZON FLOODPLAINS. *Global Change Biology* 10: 683–692.
- Taiz, L.; Zeiger, E.; Møller, I.M.; Murphy, A. 2016. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 6th ed. Artmed.
- Tassinari, C.C.G.; Macambira, M.J.B. 1999. Geochronological provinces of the Amazonian Craton. *Episodes* 22: 174–182.
- Vamosi, J.C.; Vamosi, S.M. 2011. Factors influencing diversification in angiosperms: At the crossroads of intrinsic and extrinsic traits. *American Journal of Botany* 98: 460–471.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist* 156: 145–155.
- Winter, M., Devictor, V., & Schweiger, O. 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in ecology & evolution*, 28(4), 199-204.
- Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W.J. 2010. Phytogeography, Species Diversity, Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests*, Vol. 210, Springer Netherlands, Dordrecht, p.61–102.
- Wittmann, F.; Householder, E.; Piedade, M.T.F.; De Assis, R.L.; Schöngart, J.; Parolin, P.; et al. 2013. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography* 36: 690–707.
- 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.

Capítulo 1. Papel da altura e amplitude da inundação na estrutura filogenética de árvores em uma sub-bacia da Amazônia Central. Formatado de acordo com as normas da *Acta Amazonica*.

Papel da altura e amplitude da inundação na estrutura filogenética de árvores em uma sub-bacia da Amazônia Central

Resumo

O pulso de inundação atua como um filtro ambiental crucial na seleção filogenética de espécies nas florestas amazônicas, moldando as adaptações e a diversidade arbórea ao longo do tempo. Neste estudo, investigamos se as comunidades de árvores da Amazônia central são filogeneticamente estruturadas e diversificadas ao longo de um gradiente hidrológico anual. O estudo foi realizado utilizando inventários florísticos e de hidrologia coletados em 2018 no Rio Abacate, um rio de água preta na Amazônia central localizado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã. A partir da lista de espécies coletadas na bacia hidrográfica do Rio Uatumã, elaboramos uma matriz de presença e ausência e compilamos as informações em uma filogenia gerada a partir do maior banco de dados existente para plantas vasculares disponível (GBOTB - GenBank taxa with a back provided by One Tree of Life). Utilizamos as métricas de riqueza de espécies como proporções do número total de espécies em cada parcela e calculamos os valores padronizados das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), média da distância filogenética (ses.MPD) e a distância média do vizinho mais próximo (ses.MNTD) para testar se a história de relacionamento entre espécies da comunidade é influenciada pelo alagamento. Além disso, utilizamos a métrica de endemismo filogenético (PE) para verificar a existência de ramos da filogenia que representam conjuntos de espécies com distribuição restrita. Utilizamos regressões lineares simples para testar se as três métricas filogenéticas padronizadas (ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD) são significativamente relacionadas às variáveis: (1) altura máxima da inundação; (2) profundidade máxima do lençol freático; e (3) amplitude máxima de inundação. Os resultados deste estudo indicam que as florestas de terra firme se organizam filogeneticamente com base em relações evolutivas comuns, resultando em agrupamento filogenético. A altura e a amplitude da inundação foram as variáveis que influenciaram a distância filogenética média na comunidade, enquanto a profundidade do lençol freático não mostrou influência significativa. O igapó revelou-se mais diverso filogeneticamente, quando comparado as outras áreas. Restrições ambientais como a baixa disponibilidade de água ou nutrientes e grandes amplitudes de inundação, parecem selecionar indivíduos com características adaptativas semelhantes.

Palavras-chave: agrupamento filogenético, convergência adaptativa, filtro ambiental, igapó.

Role of flood height and amplitude in the phylogenetic structure of trees in a Central Amazon sub-basin

Summary

The flood pulse acts as a crucial environmental filter in the phylogenetic selection of species in Amazonian forests, shaping adaptations and arboreal diversity over time. In this study, we investigated whether central Amazonian tree communities are phylogenetically structured and diversified along an annual hydrological gradient. The study was carried out using floristic and hydrological inventories collected in 2018 in the Abacate River, a blackwater river in the central Amazon located in the Uatumã Sustainable Development Reserve. From the list of species collected in the Uatumã River basin, we created a matrix of presence and absence and compiled the information into a phylogeny generated from the largest existing database for vascular plants available (GBOTB - GenBank taxa with a backbone provided by One Tree of Life). We used species richness metrics as proportions of the total number of species in each plot and calculated the standardized values of the metrics of phylogenetic diversity (ses.PD), mean phylogenetic distance (ses.MPD) and the average nearest neighbor distance (ses.MNTD) to test whether the history of relationships between species in the community is influenced by flooding. Furthermore, we used the phylogenetic endemism (PE) metric to verify the existence of branches of the phylogeny that represent sets of species with restricted distribution. We used simple linear regressions to test whether the three standardized phylogenetic metrics (ses.PD, ses.MPD, and ses.MNTD) are significantly related to the variables: (1) maximum flood height; (2) maximum depth to the water table; and (3) maximum flood amplitude. The results of this study indicate that dryland forests are organized phylogenetically based on common evolutionary relationships, resulting in phylogenetic grouping. The height and amplitude of the flood were the variables that influenced the average phylogenetic distance in the community, while the depth of the water table did not show a significant influence. The igapó proved to be more phylogenetically diverse when compared to other areas. Environmental restrictions such as low availability of water or nutrients and large flood amplitudes appear to select individuals with similar adaptive characteristics.

Keywords: phylogenetic grouping, adaptive convergence, environmental filter, igapó.

Introdução

As barreiras constituídas pelos grandes rios e as mudanças na paisagem associadas são apontadas como os principais impulsionadores da diversificação biológica de plantas e animais amazônicos (Fine et al. 2005, 2013, Hoorn et al. 2010, ter Steege 2010). A vasta extensão de 6,8 milhões de km² que compreende a Bacia Amazônica é entremeada por inúmeros rios e lagos, formando complexas redes de corpos de água. Cerca de 1.000.000 km² dessas áreas são ocupados por pequenos riachos, localmente conhecidos como igarapés (Wittmann e Junk 2016), que estão conectados às terras firmes circundantes por fluxos de água, através de escoamento superficial e subsuperficial (Neill et al. 2006).

Os pequenos igarapés de terra firme desaguam em corpos de água cada vez maiores, que, por sua vez, criam extensas áreas alagáveis ao longo de suas bacias de drenagem, formando um complexo gradiente de inundação (Junk et al. 1989), que influencia a diversidade de espécies arbóreas e sua distribuição em diferentes escalas (Haseyama e Carvalho 2011, Luize et al. 2015). Os igarapés desempenham um papel fundamental na manutenção e funcionamento das florestas tropicais, facilitando o deslocamento da fauna, modulando o fluxo gênico entre espécies e atuando como áreas de refúgio para uma alta biodiversidade e endemismo de espécies (Mortati 2004, Zuanon et al. 2015).

As florestas ripárias ao longo dos igarapés de terra firme na Amazônia são sujeitas a inundações polimodais, imprevisíveis e de baixa amplitude, resultantes das chuvas localizadas nas áreas de cabeceiras (Prance 1980, Junk et al. 2011). Já ao longo dos grandes rios amazônicos ocorrem as áreas alagáveis, que cobrem aproximadamente 750.000 km² da região (Wittmann e Junk 2016) e onde as inundações são previsíveis e têm um padrão monomodal (Junk et al. 1989), pois resultam do somatório da descarga da área de captação de toda a bacia de drenagem. das cabeceiras e dos pequenos igarapés que atravessam as florestas de terra firme.

A flora das áreas alagáveis é altamente adaptada à alternância entre períodos de seca e inundação, ocasionados pelo movimento de subida e descida do nível dos rios amazônicos. Isso define uma fase aquática e uma fase terrestre ao longo do ano, à qual a vegetação desses ambientes está adaptada (Junk et al. 2011, 2014). Esse pulso de inundação exerce um papel central na determinação da estrutura da comunidade arbórea ripária, atuando como um filtro ambiental importante na seleção de espécies (Junk et al. 1989, Drucker et al. 2008, Parolin e Wittmann 2010, Piedade et al. 2012, Moulatlet et al. 2014, Schietti et al. 2014). Esse filtro ambiental resulta em diferenças na diversidade e composição de espécies entre as diferentes fitofisionomias, frequentemente associadas a variações topográficas do terreno, de forma que as espécies ocupam o ambiente de acordo com seu grau de tolerância ao alagamento (Parolin et al. 2004). Por sua vez, as áreas de terra firme abrangem as partes do terreno que não são alcançadas

pelas inundações dos grandes rios da Amazônia e constituem o ecossistema de maior expressividade e complexidade na composição, distribuição e densidade das espécies (Araújo et al. 1986).

Espécies existentes nas áreas de terra firme também podem ocorrer nas áreas alagáveis (Kubitzki 1989). Espécies coexistentes em um mesmo ambiente podem ser evolutivamente próximas ou distantes, resultando em comunidades filogeneticamente pobres ou ricas (Kubitzki 1989, Wittmann et al. 2010, Gerhold et al. 2018). Geralmente, áreas com um menor período de inundação apresentam uma maior riqueza de espécies em comparação com áreas onde o alagamento é mais prolongado, pois poucas linhagens são biologicamente adaptadas para tolerar vários dias ininterruptos de alagamento (Prance 1979, Irion et al. 1997, Parolin 2009, Moulatlet et al. 2014, Assis et al. 2015). No entanto, até que ponto a variação na composição florística e a baixa diversidade de espécies das áreas de igapós refletem a história evolutiva e a diversidade filogenética, ainda é uma questão a ser elucidada.

Diferentes métricas de diversidade e estrutura filogenética são cruciais para investigar a história evolutiva das espécies, analisar processos que moldam as comunidades e selecionar áreas prioritárias de conservação (Webb et al. 2002, Helmus et al. 2007). Enquanto medidas tradicionais se concentram na riqueza e abundância das espécies, essas métricas consideram a filogenia, promovendo a proteção de espécies com diversidade evolutiva (Vane-Wright et al. 1991, Faith 1992, Véron et al. 2019). No contexto amazônico, a estrutura filogenética das comunidades de árvores e palmeiras está intimamente relacionada às variáveis do solo em ecossistemas de areia branca e de terra firme, e em áreas de várzea se relaciona ao gradiente de inundação (Luize et al. 2015, Muscarella et al. 2020, Lehtonen et al. 2021). Entretanto, estudos que analisam a estrutura filogenética e sua relação com a amplitude do gradiente de inundação em áreas de igapó são, até onde sabemos, inexistentes.

Tendo em vista que a diversidade de espécies variam significativamente nas florestas inundáveis na Amazônia (Ferreira et al. 2005, Hoorn et al. 2017, Lobo et al. 2019), avaliamos dois cenários hipotéticos: 1) A presença de uma estrutura filogenética, onde poucas linhagens de árvores evoluíram características que permitem a sobrevivência nas áreas alagáveis, resultando em uma comunidade estruturada filogeneticamente; 2) A ausência de estrutura filogenética, com linhagens independentes de espécies de árvores colonizando esses ambientes, levando a uma convergência de estratégias evolutivas para sobreviver ao alagamento. Neste estudo, utilizamos as métricas de estrutura filogenética que são descritas como uma importante ferramenta para relacionar eventos históricos ligados à evolução da bacia amazônica em diferentes escalas (Webb et al. 2002, Johnson e Stinchcombe 2007, Kraft et al. 2007, Venail et al. 2015). Desta forma, nosso estudo teve como objetivo principal capturar a diversidade e a estrutura filogenética da comunidade arbórea desde as florestas que margeiam os pequenos igarapés de terra firme com alagamento curto, raso e imprevisível, até os igapós de água preta, onde o alagamento

é alto, longo e previsível, relacionando esses padrões com os gradientes hidrológicos de inundação e profundidade máxima do lençol freático.

Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado utilizando o banco de dados disponível no acervo do Projeto Rede Ripária que estuda os padrões e processos estruturantes da biodiversidade em áreas úmidas amazônicas, conduzido por meio da colaboração entre a Universidade Federal do Amapá (Unifap), a Universidade Federal do Oeste do Pará (Ufopa) e o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Inpa). Os dados utilizados para a pesquisa foram coletados por meio de inventários florestais e de hidrologia no ano de 2018. A área de estudo abrangeu uma sub-bacia de água preta de rios amazônicos, sendo focada na análise específica da sub-bacia do rio abacate ($2^{\circ}18'S$ e $58^{\circ}40'O$). Essa sub-bacia está situada na Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) do Uatumã, estado do Amazonas (Figura 1).

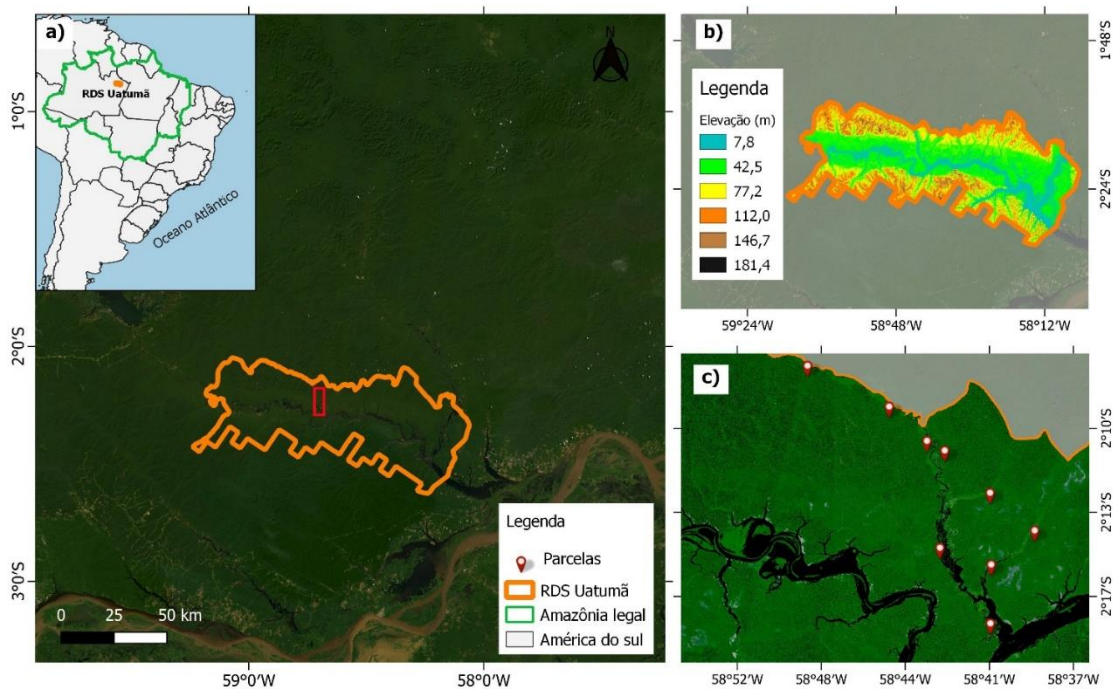


Figura 1. a) Localização da área de estudo na Reserva de desenvolvimento sustentável Uatumã; b) Modelo digital de elevação da superfície (MDE Copernicus); c) Demarcação das parcelas. Fonte: Núcleo de geoprocessamento e modelagem -Grupo MAUA/INPA.

A RDS do Uatumã é uma unidade de conservação (UC) estadual estabelecida pelo Decreto Estadual n° 24.295 de 26 de junho de 2004. Está situada no Nordeste do estado do Amazonas, nos municípios de Itapiranga e São Sebastião do Uatumã (02°18'11"S e 58°39'19"W) a 150 km em linha reta da capital, Manaus, em direção nordeste (IDESAM 2010). A RDS Uatumã abrange uma área de 424.430 ha e é cortada em toda sua extensão pelo rio Uatumã, um rio de água preta afluente da margem esquerda do rio Amazonas (Targhetta et al. 2015). O rio Abacate está localizado 95 km a jusante da UHE Balbina, em linha reta (Lobo et al. 2019). Sua nascente está situada nas terras baixas do Escudo das Guianas com ampla ocorrência de areia branca. Em consequência, esse é um rio de água preta ácida, com uma baixa carga de sedimentos e nutrientes (Junk et al. 2015).

O clima da reserva é tropical úmido, com temperatura média anual de 28°C e a precipitação anual média de 2.078 mm, apresentando sazonalidade distinta entre as estações chuvosa (dezembro a maio) e seca (junho a novembro) (IDESAM, 2010). Grande parte da bacia hidrográfica do Rio Uatumã apresenta baixa declividade, mas ocorrem áreas de corredeiras e cachoeiras (Fearnside 2015). A Reserva possui formação geológica do período Paleógeno (66 a 23 Ma) (Gómez et al. 2019).

Inventário florístico

O inventário florístico utilizado neste estudo incluiu árvores acima de 10 cm de Diâmetro a Altura Peito (DAP). Para uma identificação precisa, cada árvore inventariada foi marcada com placas de alumínio, contendo números de identificação únicos. A identificação das espécies foi conduzida com a ajuda de um especialista em botânica, tanto em termos científicos quanto populares. Adicionalmente, coletamos exsiccatas do material botânico no campo, transportando-o para o Herbário do INPA em Manaus, onde ocorreu a identificação final e o depósito do material fértil. Para garantir uma identificação precisa e padronizada, mantendo a integridade e refinamento dos dados taxonômicos, realizamos a busca de cada espécie analisada no inventário utilizando o Taxonomic Name Resolution Service V5.1 (link de acesso: (<https://tnrs.biendata.org/>)) e o site do Herbário Virtual Re flora.

Delineamento amostral

Avaliamos a sub-bacia com nove parcelas de 0,5 ha (100 m x 50 m), subdivididas em oito subparcelas de 25 x 25 m. Essas parcelas foram distribuídas ao longo dos rios sendo: três nas cabeceiras de igarapés de 1ª ou 2ª ordem no trecho alto (florestas ripárias), três ao longo de rios de 3ª ordem no trecho médio (zona intermediária) e três nas planícies de rios principais de 4ª ordem no trecho baixo (florestas de igapós), caracterizadas por diferentes regimes de inundação. As parcelas foram

posicionadas com base na topografia e mantiveram um espaçamento de mais de 1 km entre si para minimizar variações internas de altitude, solo e lençol freático. A padronização das unidades amostrais permitiu capturar a variação ambiental ao longo do contínuo fluvial das cabeceiras até a foz do rio abacate (Figura 2).

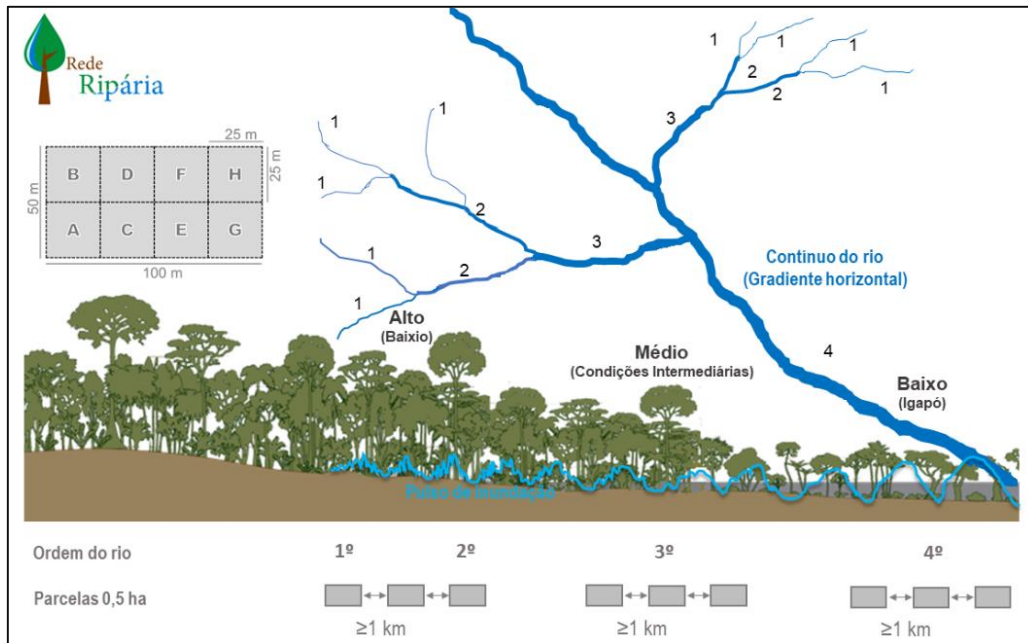


Figura 2. Desenho amostral da distribuição de parcelas de 0,5 ha (100 m x 50 m) subdivididas em oito subparcelas de 625 m² alocadas ao longo das ordens dos rios, sendo os rios de 1ª a 2ª ordem com vegetação de baixio representadas pelo trecho alto (florestas ripárias), rios de 3ª ordem com condições intermediárias representados pelo trecho médio e rios de 4ª ordem com formações de florestas de igapó representados pelo trecho baixo. O contínuo dos rios corresponde a toda a amostragem realizada desde a nascente até a foz da subbacia. Fonte: Jochen Schöngart/Rede Ripária.

Hidrologia

Para a obtenção de informações sobre a altura de inundação, foram implantadas réguas linimétricas ao longo da margem do canal mais próximo à parcela, fixadas em árvores resistentes e saudáveis por meio de pregos. Essas réguas, confeccionadas em alumínio, possuíam 3 metros de comprimento, graduações a cada 1 centímetro e numeração a cada 2 centímetros. Leituras mensais do nível da água foram realizadas durante um ano. No caso de inundações superiores a 3 metros, uma régua sobressalente foi usada acima da régua instalada para medição. A profundidade do lençol freático foi determinada coletando-se dados de flutuação da água em poços piezométricos de 3 a 6 metros de profundidade, presentes em cada parcela. Com base nos dados hidrológicos coletados, calculou-se a altura máxima da inundação, a profundidade máxima do lençol freático e a amplitude de inundação

considerando a soma da altura máxima de inundação com a máxima profundidade do lençol freático em cada parcela.

Reconstrução filogenética

Utilizamos o pacote V.PhyloMaker (Jin e Qian 2019) para reconstruir a árvore filogenética das espécies arbóreas com base na matriz de presença e ausência de espécies construída a partir da lista final do banco de dados projeto rede Ripária para a área do estudo. O V.PhyloMaker usa uma versão atualizada e expandida da megafilogenia GBOTB (GenBank taxa with a back provided by One Tree of Life version 9.1) desenvolvida por Smith e Brown (2018). A filogenia GBOTD. Extended é calibrada no tempo, incluindo todas as famílias de plantas com sementes existentes (74,533 espécies), baseado no sistema APGIV (Angiosperm Phylogeny Group 2016), sendo assim a maior filogenia datada para plantas vasculares disponível (Jin e Qian 2019). Os indivíduos que não foram identificados até o nível de espécie, foram adicionados aos seus respectivos gêneros utilizando o cenário 3, com a função `scenarios = "S3"` implementado no V.PhyloMaker.

Métricas filogenéticas

Calculamos a riqueza de espécies como proporções do total em cada parcela e as métricas de diversidade filogenética bruta (PD), distância filogenética média (MPD) e distância média do vizinho mais próximo (MNTD). Um possível viés nessas métricas é a influência da riqueza de espécies na comunidade (Cadotte et al. 2010, Tucker e Cadotte 2013, Sandel 2018). Removemos o efeito de riqueza dos valores brutos (PD, MPD e MNTD) (Webb et al. 2002, Kembel et al. 2010, Miller et al. 2017) usando o modelo nulo do tamanho de efeito padronizado (`ses.PD`, `ses.MPD`, `ses.MNTD`). O modelo nulo envolveu a realização de 999 permutações utilizando o método "independent swap", esse método reorganiza aleatoriamente os rótulos dos táxons na matriz de distância filogenética, permitindo calcular a média e o desvio padrão dos valores obtidos a partir dos modelos gerados por essas permutações (Kembel et al. 2010).

A métrica `ses.PD` mede o comprimento total do ramo de todas as espécies na comunidade, `ses.MPD` representa a distância filogenética média entre pares de espécies na mesma comunidade, capturando as relações filogenéticas de espécies coocorrentes. A métrica `ses.MNTD` quantifica a distância filogenética média de cada espécie ao seu vizinho mais próximo na árvore filogenética da comunidade. Assim, MPD pode refletir relações entre espécies mais antigas, enquanto MNTD revela

padrões em relações entre espécies mais recentes. Valores positivos de ses.MPD e ses.MNTD com $P \geq 0.95$ indicam dispersão filogenética, valores negativos com $P \leq 0.05$ indicam agrupamento filogenético, e valores em torno de zero e sem significância (P entre 0.05 e 0.95) indicam um padrão filogenético aleatório.

Além das métricas padronizadas de ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD também utilizamos a métrica de endemismo filogenético (PE) que calcula a fração dos ramos restritas a regiões específicas. PE foi calculado como o somatório da proporção dos comprimentos de ramos da árvore filogenética que une todas as espécies da comunidade. Para essa análise, utilizamos o pacote `phyloregion` no programa R por meio da função `“resultados_PE<- phylo_endemism”`. PE identifica áreas ou comunidades que abrigam componentes restritos da diversidade filogenética e é uma métrica proposta para auxiliar estudos de conservação estabelecendo critérios para priorizar regiões a serem conservadas com base na importância evolutiva (partes da filogenia com distribuição espacial limitada) (Rosauer et al. 2009). O índice de endemismo filogenético (PE) considera todas as comunidades como o range espacial máximo. Se todas as espécies ocorressem em todas as comunidades o valor de PE seria um, indicando baixo endemismo filogenético.

Análises estatísticas

As análises de estrutura filogenética foram realizadas utilizando o pacote ‘Picante’ versão 1.8.2 (Kembel et al. 2010). Utilizamos a função `“lm ()”` para realizar regressões lineares simples e testar se as três métricas filogenéticas padronizadas (ses. PD, ses.MPD e ses. MNTD) são significativamente relacionadas as variáveis de amplitude de inundação, altura máxima da inundação e profundidade máxima do lençol freático. Todas as análises foram realizadas no programa R versão 4.1.1 (R Core Team 2023).

Resultados

Variação da hidrologia ao longo do gradiente

Na florestas ripárias a altura máxima de inundação variou de 20 cm a 405 cm, com uma profundidade máxima do lençol freático de 0 cm a -219 cm, resultando em uma amplitude de inundação entre 20 cm e 624 cm. Nas zonas intermediárias, a altura máxima de inundação variou de 372 cm a 577 cm, enquanto a profundidade máxima do lençol freático variou de -122 cm a -188 cm. A amplitude de inundação nesse trecho variou de 449 cm a 795cm. Já no igapó a altura máxima de inundação foi maior,

variando de 552 cm a 558 cm, com uma profundidade máxima do lençol freático variando de -1919 cm a -292 cm e uma amplitude de inundação variando de 749 cm a 844 cm (Figura 3).

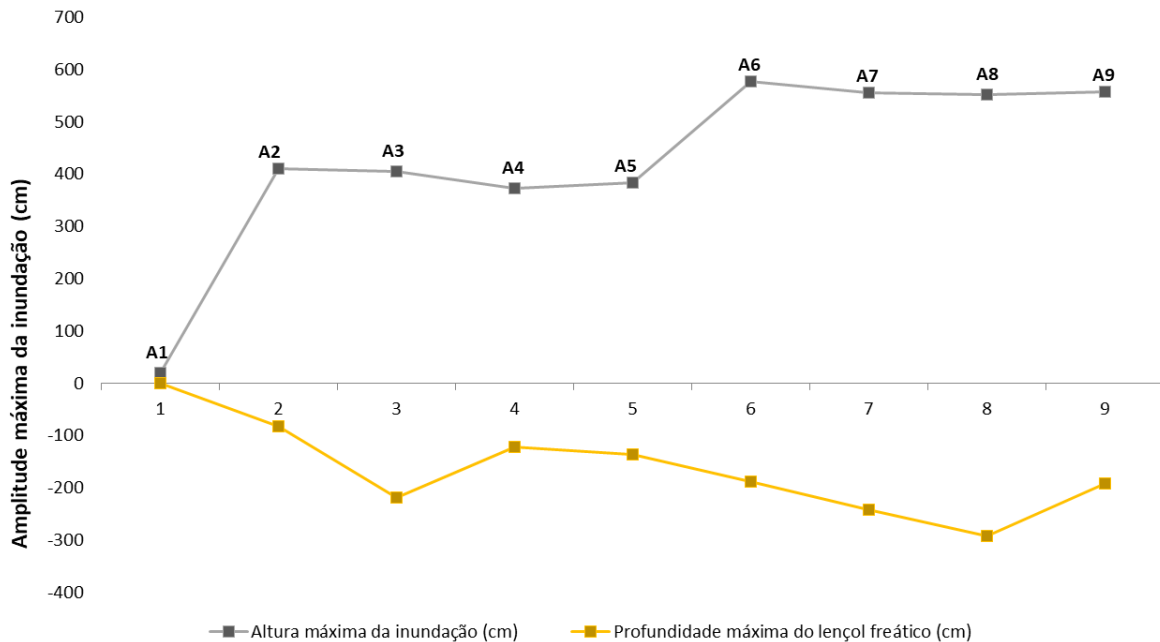


Figura 3. Média da variação anual do gradiente hidrológico nas parcelas amostradas em diferentes trechos na RDS Uatumã.

Este estudo registrou 4.382 indivíduos, distribuídos em 35 famílias, 97 gêneros e 165 espécies. A filogenia que retrata o conjunto de espécies da comunidade é apresentada na figura 4. Das 35 famílias, cinco se destacaram com uma maior riqueza de espécies. Fabaceae foi mais rica com 39 espécies, seguida por Sapotaceae com 15 espécies, Lecythidaceae com 11 espécies, Chrysobalanaceae com nove espécies e Annonaceae com oito espécies. Entre os gêneros mais ricos, *Eschweilera* apresentou seis espécies, seguido por *Swartzia* com seis espécies, *Macrobium* com cinco espécies, *Laetia* e *Hevea* com quatro espécies (ver material suplementar Capítulo 1).

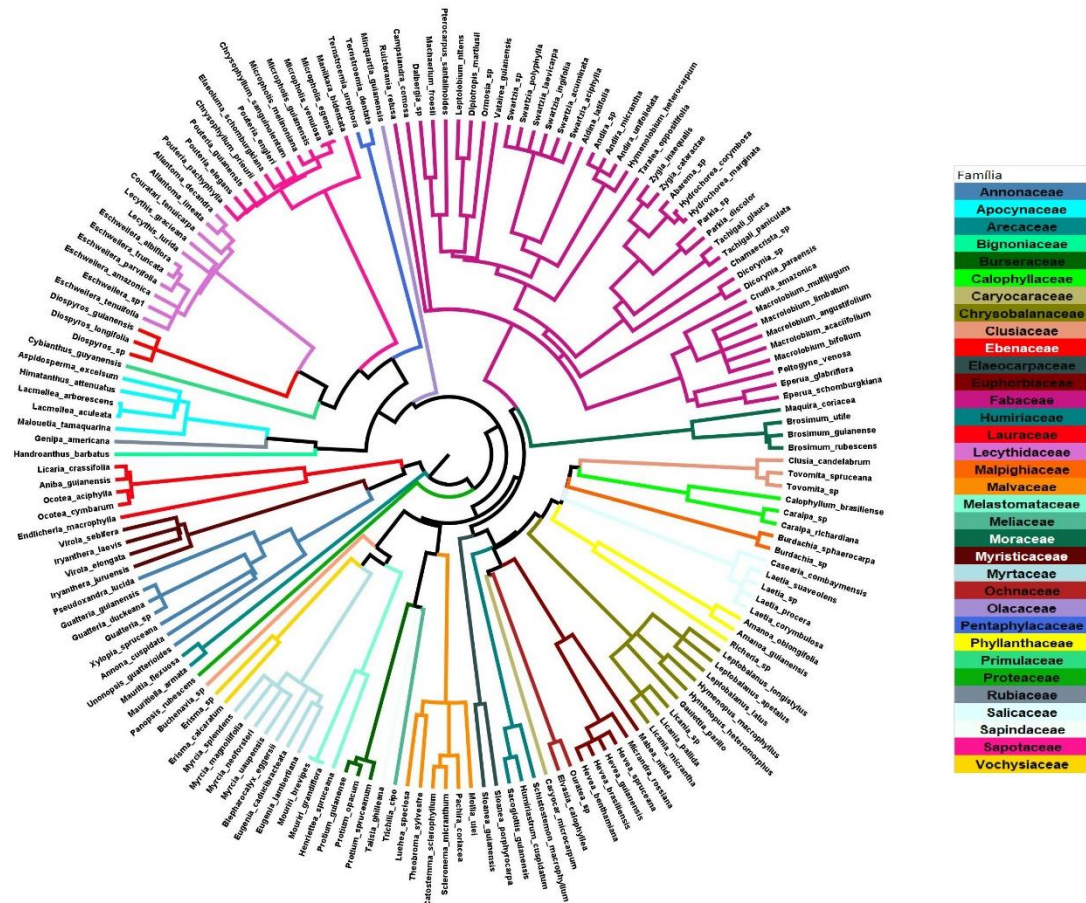


Figura 4. Árvore filogenética gerada no V.PhylMaker a partir da megafilogenia GBOTB e a lista de espécies do levantamento florístico do projeto rede Ripária realizado nas parcelas do rio Abacate (Amazônia central). As diferentes cores representam as famílias identificadas.

Dentre as cinco espécies com o maior número de indivíduos, destacaram-se, *Eschweilera tenuifolia* (O.Berg) Miers, *Couratari tenuicarpa* A.C.Sm, *Catostemma sclerophyllum* Ducke, *Amanoa oblongifolia* Mull.Arg, *Erismia calcaratum* (Link).Arm. Das 165 espécies identificadas, 42 foram representadas por apenas um indivíduo e 14 espécies possuíram dois indivíduos. As florestas ripárias representaram aproximadamente 17,74% do total de indivíduos, enquanto a zona intermediária abrigou a maior parte, com cerca de 51,63%. O igapó apresentou aproximadamente 30,63% dos indivíduos. Entre as 35 famílias registradas, Lecythidaceae liderou com 29,54% dos indivíduos, seguida por Malvaceae (10,95%), Fabaceae (10,19%), Phyllanthaceae (7,24%) e Sapotaceae (5,76%). Nas diferentes áreas, Lecythidaceae dominou, com 125, 526 e 643 indivíduos nas florestas ripárias, zona intermediária e igapós, respectivamente. Em termos de diversidade, Fabaceae destacou-se como a família mais rica, contribuindo com 23,64% das 165 espécies identificadas, seguida por Sapotaceae (9,09%),

Lecythidaceae (6,67%), Chrysobalanaceae (5,45%) e Annonaceae (4,85%). Das 165 espécies, 42 foram representadas por apenas um indivíduo, enquanto 14 espécies possuíram dois indivíduos, destacando a heterogeneidade na abundância das espécies ao longo do gradiente estudado. florestas ripárias florestas ripárias

Distribuição espacial das métricas de riqueza, diversidade e estrutura filogenética.

Através da correlação de Person observamos que os valores brutos da métrica de diversidade filogenética (PD.obs) apresentam padrões semelhantes aos encontrados na riqueza de espécies ($p < 0.83$). Não houve relação entre os valores brutos de MPD.obs e riqueza ($p=0.75$), e de MNTD.obs e riqueza ($p=0.15$). Ao contrário de seus respectivos valores brutos onde a riqueza de espécies é estritamente relacionada a diversidade filogenética, as correlações de Pearson mostram que os valores padronizados de ses.PD ($p=0.43$), ses.MPD (0.47) e ses.MNTD ($p=0.90$) não estão correlacionados à riqueza de espécies dentro das comunidades, uma vez que os valores padronizados retiram o efeito da riqueza (Figura 5).

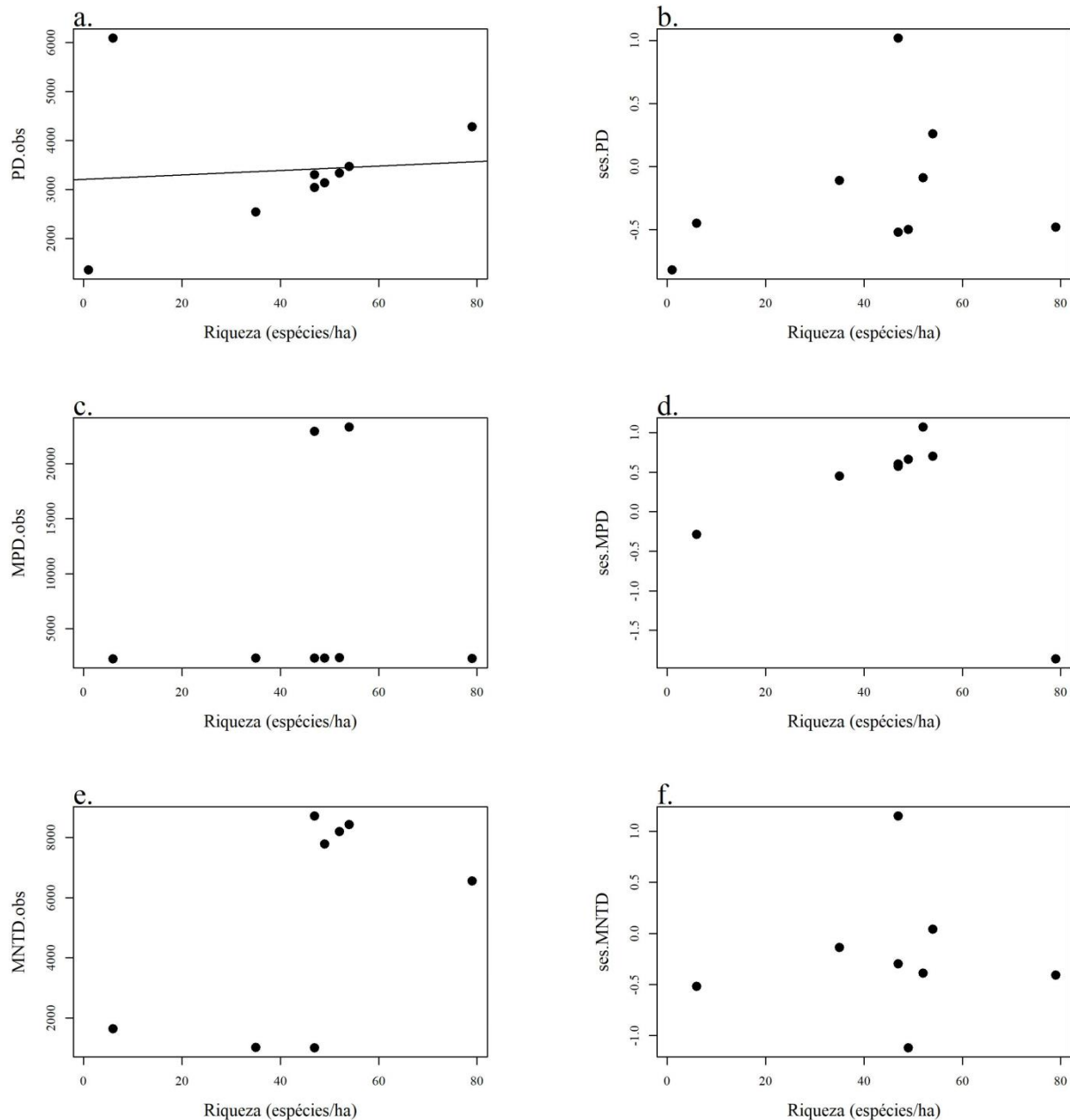


Figura 5. Coeficientes de correlação de Pearson entre riqueza de espécies e valores métricos brutos: a) diversidade filogenética (PD.obs), b) Coeficientes de correlação de Pearson entre riqueza de espécies e tamanho de efeito padronizado da diversidade filogenética (ses.PD), c) distância filogenética média (MPD.obs), d) tamanho de efeito padronizado da média entre pares (ses.MPD), e) média da distância filogenética mais próxima (MNTD.obs), f) tamanho de efeito padronizado da distância média do táxon mais próximo.

As análises de estrutura filogenética revelaram que a diversidade filogenética varia entre os trechos amostrados. Uma parcela do igapó apresentou valores positivos de ses.PD sugerindo uma maior diversidade filogenética, no entanto, este valor não diferiu do esperado ao acaso. Uma parcela da terra

firme exibiu um padrão divergente do esperado ao acaso, apresentando valores de $p < 0,05$ de ses.MPD, indicando agrupamento filogenético na comunidade. Em contraste, nas outras áreas, os valores de ses foram mais próximos de zero, sugerindo uma estrutura filogenética aleatória. Os resultados de PE apontam que a florestas ripárias, zonas intermediárias e florestas de igapó possuem um grau considerável de táxons com distribuição espacial restrita, sendo que a parcela da terra firme apresentou o índice mais elevado, como demonstrado na Tabela 1.

Tabela 1. Tamanho do efeito padronizado das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), média da distância filogenética (ses.MPD) e a distância filogenética média entre os táxons mais próximos (ses.MNTD), índice de endemismo filogenético (PE) e variáveis ambientais observadas nas parcelas do rio Abacate. Valores positivos de ses. PD, ses.MPD sugerem maior diversidade e maior distância filogenética (dispersão), enquanto valores negativos sugerem menor diversidade e menor distância filogenética (agrupamento filogenético). Valores em negrito indicam variação significativa.

Trecho	ses.PD	p	ses.MPD	p	ses.MNTD	p	PE	Alt	Plf	Ampl
Florestas ripárias	-0.48	0.32	-1.86	0.04	-0.41	0.34	10.38	20	0	20
Florestas ripárias	-0.50	0.31	0.66	0.75	-1.12	0.13	5.48	410	-83	493
Florestas ripárias	-0.11	0.46	0.46	0.67	-0.14	0.45	3.57	405	-219	624
Intermediário	0.26	0.60	0.70	0.75	0.04	0.51	6.29	372	-122	494
Intermediário	-0.52	0.30	-0.57	0.28	-0.30	0.39	4.81	384	-137	521
Intermediário	-0.82	0.22	NA	NA	NA	NA	9.3	577	-188	765
Florestas de igapó	1.03	0.85	0.60	0.72	1.15	0.86	5.51	555	-241.5	796.5
Florestas de igapó	-0.10	0.46	1.07	0.86	-0.39	0.35	5.91	552	-292	844
Florestas de igapó	-0.45	0.32	-0.29	0.35	-0.52	0.33	7.73	558	-191	749

Legenda: Alt= Altura da inundação; Plf=Profundidade máxima do lençol freático; Ampl=Amplitude máxima da inundação

Efeito das variáveis hidrológicas na riqueza, diversidade e estrutura filogenética das comunidades

Não foram observadas diferenças significativas entre a variável de altura máxima da inundação entre os índices ses.PD ($p=0.62/r^2=0.04$) e ses.MNTD ($p=0.56/r^2=0.06$). Houve relação significativa entre a altura máxima da inundação e a distância filogenética média nas florestas ripárias ($p=0.03/r^2=0.60$), sugerindo que mudanças na altura da inundação e amplitude de inundação podem influenciar a distância filogenética da comunidade. Houve variação significativa entre a amplitude máxima da inundação nos

índices ses.MPD ($p=0.58/R^2 0.03$), por outro lado, não houve variação nos índices ses.PD ($p=0.48/R^2 0.07$) e ses.MNTD ($p=0.48/R^2 0.09$). Não houve variação significativa entre a profundidade máxima do lençol freático em nenhum dos três índices analisados ses. PD ($p=0.30/R^2 0.15$), ses.MPD ($p=0.06/R^2 0.46$) e ses. MNTD ($p=0.31/R^2 0.17$) (Figura 6).

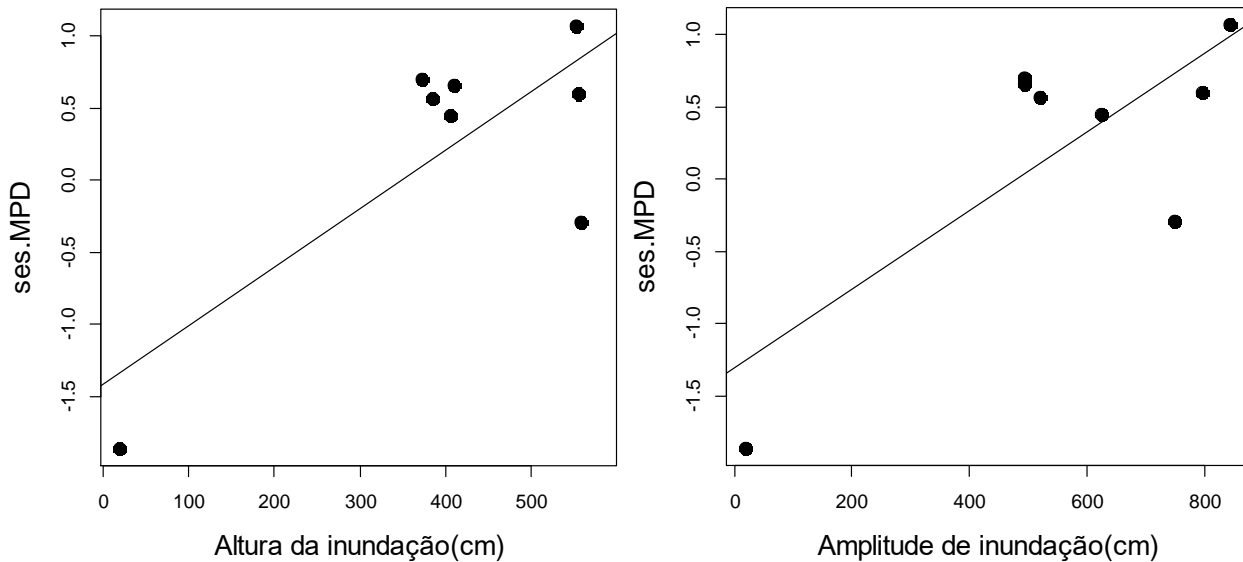


Figura 6. Regressão linear entre as métricas ses.MPD (média da distância filogenética) e as variáveis de amplitude de inundação, profundidade máxima do lençol freático e altura máxima da inundação.

Discussão

Neste estudo, observamos que as espécies arbóreas das zonas ripárias são filogeneticamente estruturadas e que as espécies do contínuo até as áreas de igapós são filogeneticamente organizadas de forma aleatória na comunidade. A competição pode causar agrupamento filogenético se as habilidades competitivas forem conservadas dentro de linhagens evolutivas e diferenças de nicho não forem preponderantes (Mayfield e Levine 2010). Quanto maior a divergência filogenética, mais distintos e únicos são os atributos das espécies em uma comunidade, resultando em uma diversidade filogenética mais elevada (Tucker et al. 2017), como observado nas florestas de igapó analisadas neste estudo. Essa maior diversidade filogenética e um padrão aleatório na comunidade de igapós sugere que as espécies apresentam histórias evolutivas mais diversas, o que pode influenciar suas características ecológicas e fisiológicas ao longo de diferentes processos evolutivos.

A altura e a amplitude da inundação afetam a distância filogenética média na comunidade, enquanto a profundidade do lençol freático apresenta uma tendência não significativa estatisticamente.

A diversidade filogenética observada (PD.obs) neste estudo se correlaciona positivamente com a riqueza, sendo maior nas florestas ripárias. Esses resultados são consistentes com os achados de Coronado et al. (2015) em florestas de terra firme. Por outro lado, ao remover o efeito da riqueza, identificamos maiores valores de ses.PD em uma floresta de igapó, destacando que nem sempre um ambiente mais rico em espécies é também mais diverso filogeneticamente. Estes resultados evidenciam a importância de considerar a história de relacionamento entre as espécies em estudos ecológicos.

Restrições ambientais, como baixa disponibilidade de água ou nutrientes e amplitudes de inundação significativas, parecem favorecer características adaptativas semelhantes em indivíduos. Segundo Webb 2000 a conservação de nichos ecológicos dentro de nichos evolutivos resulta em maior sobreposição de nichos em espécies relacionadas, gerando agrupamentos filogenéticos, conforme observado nas florestas ripárias analisadas neste estudo. Padrões semelhantes foram identificados em florestas de terra firme e de areia branca na Amazônia, influenciados por fatores ambientais como baixa disponibilidade de água e diferentes condições nutricionais de solo (Fine e Kembel 2011, Eiserhardt et al. 2013, Vicentini 2016, Capurcho et al. 2020, Muscarella et al. 2020, Cianciaruso et al. 2012, Gastauer et al. 2017). Em contraste, outros tipos florestais analisados no presente estudo não mostraram diferenças significativas indicando um padrão aleatório, sugerindo interações neutras entre espécies e/ou equilíbrio entre processos ecológicos determinantes (Kembel e Hubbell 2006).

Nossas observações ao longo do gradiente hidro-edáfico revelaram padrões distintos na distribuição dos 4.392 indivíduos identificados. Esses resultados estão em consonância com o estudo de Lobo et al. (2019), que encontrou mudanças na composição das espécies arbóreas ao longo da topografia na mesma região estudada. Isso ocorre porque a variação na topografia afeta a profundidade e a duração das inundações, levando a diferenças na composição de espécies, diversidade, estrutura e funcionamento da floresta (Junk et al. 2015, Wittmann e Junk 2016). A zona intermediária se destacou como a área mais rica em indivíduos, corroborando os resultados encontrados em outras florestas de igapó na Amazônia oriental (ver capítulo II). Uma maior concentração de indivíduos na zona intermediária vai de acordo com a teoria do distúrbio intermediário, que prediz uma maior diversidade nesse contexto (Connell 1978, Tilman e Downing 1994).

Entre as espécies mais abundantes, destacaram-se *Eschweilera tenuifolia* (O.Berg) Miers e *Couratari tenuicarpa* A.C.Sm ambas da família Lecythidaceae. Dos 608 indivíduos de *E. tenuifolia*, 516 ocorreram na floresta de igapó, revelando a preferência dessa espécie por este ecossistema. Embora essa espécie seja longínqua, chegando a atingir 800 anos (Resende et al.,2020), muitos indivíduos dessa espécie morreram nos últimos 30 anos devido a impactos ambientais, como mudanças no clima e

alterações no padrão de inundação causado por hidrelétricas no rio Uatumã na Amazônia central (Assahira et al. 2017, Resende et al. 2019, Schöngart et al. 2021).

A família Lecythidaceae é considerada a família mais importante em florestas da Amazônia central e desempenha um papel crucial na dispersão de sementes, com adaptações diversas, incluindo dispersão por água, animais e vento, contribuindo para a sua evolução e diversidade, como evidenciado em estudos anteriores (Prance 1976, Mori e Prance 1990, Mori et al. 2007). Embora estes estudos clássicos destaquem a maior diversidade e dominância de Lecythidaceae em florestas de terra firme na Amazônia central, o presente estudo observou sua presença em diversas áreas, com menor número de indivíduos em terra firme e maior em igapó e zona intermediária com espécies adaptadas a áreas inundadas, como *E. tenuifolia*. Neste estudo, a dominância de algumas espécies adaptadas a ambientes inundados nas topografias mais baixas do rio Abacate são condizentes com as observações de Lobo et al., (2019), que analisaram a composição, riqueza e diversidade das florestas adjacentes a este rio. Da mesma forma, Fabaceae, com a maior riqueza de táxons neste estudo, apresentou uma abundância significativa na zona intermediária e igapó, alinhando-se com a alta diversificação documentada dessa família em florestas tropicais (Lavin et al. 2005).

A família Sapotaceae se destacou como a segunda família com o maior número de táxons, o que ressalta a sua importância significativa na região. Dentre as espécies representantes desta família destacam-se *Pouteria elegans* (A.DC) Baehni com elevado número de indivíduos, adaptada em florestas de áreas mais baixas com até 240 dias inundadas (Wittmann, Junk e Piedade, 2004). Outra espécie com muitos indivíduos foi *Amanoa oblongifolia*, ocorrendo apenas na zona intermediária e igapó. A ocorrência de ambas as espécies (*P. elegans* e *A. oblongifolia*) também foi documentada por Rocha et al. (2019) no rio Abacate, onde os autores enfatizam que indivíduos adultos destas espécies foram dominantes. Resultados semelhantes ao deste estudo também foram descritos por Ferreira (1997) em florestas de igapó no Rio Jaú na Amazônia Central. A presença predominante da família Sapotaceae nos ecossistemas das florestas ripárias e do igapó, conforme observado nesta pesquisa, sugere uma preferência por ambientes sombreados e florestas maduras, tornando esta família ainda mais relevante em estudos de conservação, especialmente considerando a crescente fragmentação e perda de habitats (Pennington 1990). Além disso, neste estudo, identificamos gêneros ricos em espécies com irradiação evolutiva mais recente, como *Guatteria* e *Protium* (De-Nova et al. 2012, Hughes et al. 2013, Fine et al. 2014), o que destaca a relevância da preservação desses ambientes florestais para a conservação da diversidade biológica e a compreensão das adaptações das espécies ao longo do tempo.

A alta densidade populacional na zona intermediária reforça a necessidade de conduzir estudos mais abrangentes nesses locais. Observamos a ocorrência de monodominância de *E. tenuifolia* em uma das três parcelas da zona intermediária, associada à maior média de altura da inundação e ao segundo maior índice de endemismo filogenético. Nessa parcela, não foi possível detectar a presença de parentes próximos ou distantes (ses.MPD) desta espécie. Em geral, as florestas tropicais monodominantes, caracterizadas pela predominância de uma única espécie de árvore, representando mais de 50% do total de indivíduos ou da área basal da floresta, são raras (Connell e Lowman 1989). Neste estudo, espécies com distribuição espacial restrita representam aproximadamente 25,4% das espécies na comunidade estudada, portanto, a preservação dessas áreas é fundamental para a conservação da biodiversidade. A presença de famílias de plantas como *Arecaceae*, *Bignoniaceae* e *Sapindaceae*, representadas por uma única espécie, sugere adaptações únicas ao ambiente local.

Com base nos resultados deste estudo, podemos inferir que as restrições ambientais desempenham um papel importante na seleção de características adaptativas comuns entre os indivíduos. Especificamente, a baixa disponibilidade de água, a escassez de nutrientes e as grandes amplitudes de inundação emergem como fatores-chave. A compreensão da estrutura filogenética das plantas amazônicas assume uma importância crucial para a conservação da biodiversidade na região. Quando as linhagens exibem padrões espaciais não aleatórios dentro de uma determinada área geográfica, podemos antecipar que algumas linhagens estão mais suscetíveis à ameaça da perda de habitat do que outras (Prieto et al. 2023). Isso ocorre porque espécies filogeneticamente próximas tendem a compartilhar vulnerabilidades a ameaças ambientais comuns. Portanto, direcionar esforços de conservação para linhagens específicas pode ser mais eficaz na proteção da diversidade biológica. Além disso, é fundamental preservar áreas que abrigam espécies filogeneticamente distintas, uma vez que isso contribui para a manutenção da diversidade genética e funcional das comunidades.

Agradecimentos

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela oferta da bolsa de mestrado. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico Desenvolvimento pelo financiamento no âmbito do projeto Rede Ripária (CNPq Processos: 441462/2017-0, 441498/2017-5) uma parceria entre o Grupo MAUA (Ecologia, monitoramento e uso sustentável de zonas úmidas) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e do Instituto Max-Planck de Biogeoquímica em Jena, Alemanha (Projeto INPA/Max-Planck); ao INCT ADAPTA (CNPq/FAPEAM); à Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA) e à Universidade Federal do Amapá (UNIFAP). Ao seu José Ferreira Ramos pela ajuda na identificação das plantas em campo e no herbário.

Referências bibliográficas

- Araújo, A.P.; Filho, S.J.; Fonseca, W.N. 1986. A vegetação da Amazônia brasileira. *Simpósio do Trópico Úmido*: 135–152.
- Assahira, C.; Piedade, M.T.F.; Trumbore, S.E.; Wittmann, F.; Cintra, B.B.L.; Batista, E.S.; et al. 2017. Tree mortality of a flood-adapted species in response of hydrographic changes caused by an Amazonian river dam. *Forest Ecology and Management* 396: 113–123.
- Assis, R.L.; Haugaasen, T.; Schöngart, J.; Montero, J.C.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F. 2015. Patterns of tree diversity and composition in Amazonian floodplain paleo-várzea forest. *Journal of Vegetation Science* 26: 312–322.
- Baldeck, C.A.; Harms, K.E.; Yavitt, J.B.; John, R.; Turner, B.L.; Valencia, R.; et al. 2013. Habitat filtering across tree life stages in tropical forest communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20130548.
- Baraloto, C.; Morneau, F.; Bonal, D.; Blanc, L.; Ferry, B. 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* 88: 478–489.
- Cadotte, M.W.; Jonathan Davies, T.; Regetz, J.; Kembel, S.W.; Cleland, E.; Oakley, T.H. 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters* 13: 96–105.
- Capurucho, J.M.G.; Borges, S.H.; Cornelius, C.; Vicentini, A.; Prata, E.M.B.; Costa, F.M.; et al. 2020. Patterns and Processes of Diversification in Amazonian White Sand Ecosystems: Insights from Birds and Plants. In: Rull, V.; Carnaval, A.C. (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*, Springer International Publishing, Cham, p.245–270.
- Cianciaruso, M.V.; Batalha, M.A.; Gaston, K.J.; Petchey, O.L. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90: 81–89.
- Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A.; Batalha, M.A.; Gaston, K.J.; Petchey, O.L. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 205–216.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199: 1302–1310.
- Connell, J.H.; Lowman, M.D. 1989. Low-Diversity Tropical Rain Forests: Some Possible Mechanisms for Their Existence. *The American Naturalist* 134: 88–119.
- Coronado, E.N.H.; Dexter, K.G.; Pennington, R.T.; Chave, J.; Lewis, S.L.; Alexiades, M.N.; et al. 2015. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity and Distributions* 21: 1295–1307.
- De-Nova, J.A.; Medina, R.; Montero, J.C.; Weeks, A.; Rosell, J.A.; Olson, M.E.; et al. 2012. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist* 193: 276–287.
- Drucker, D.P.; Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E. 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology* 24: 65–74.
- Eiserhardt, W.L.; Svenning, J.-C.; Baker, W.J.; Couvreur, T.L.P.; Balslev, H. 2013. Dispersal and niche evolution jointly shape the geographic turnover of phylogenetic clades across continents. *Scientific Reports* 3: 1164.

- Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1–10.
- Fearnside, P.M. 2015. *Hidrelétricas na Amazônia: impactos ambientais e sociais na tomada de decisões sobre grandes obras*. Editora INPA, Manaus, 0–296p.
- Ferreira, L.V. 1991. *O efeito do período de inundação na zonação de comunidades, fenologia e regeneração em uma floresta de igapó na Amazônia Central*. INPA/UFAM, Manaus, 158p.
- Ferreira, L.V. 1997. Effects of the duration of flooding on species richness and floristic composition in three hectares in the Jau' National Park in floodplain forests in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 6: 1353–1363.
- Fine, P.V.A.; Kembel, S.W. 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography* 34: 552–565.
- Fine, P.V.A.; Zapata, F.; Daly, D.C. 2014. Investigating processes of neotropical rain forest tree diversification by examining the evolution and historical biogeography of the proteaceae (burseraceae): evolution and historical biogeography of Protieae. *Evolution* 68: 1988–2004.
- Fine, P.V.A.; Daly, D.C.; Muñoz, G.V.; Mesones, I.; Cameron, K.M. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of burseraceae trees in the western amazon. *Evolution* 59: 1464.
- Fine, P.V.A.; Metz, M.R.; Lokvam, J.; Mesones, I.; Zuñiga, J.M.A.; Lamarre, G.P.A.; et al. 2013. Insect herbivores, chemical innovation, and the evolution of habitat specialization in Amazonian trees. *Ecology* 94: 1764–1775.
- Gastauer, M.; Saporetti-Junior, A.W.; Valladares, F.; Meira-Neto, J.A.A. 2017. Phylogenetic community structure reveals differences in plant community assembly of an oligotrophic white-sand ecosystem from the Brazilian Atlantic Forest. *Acta Botanica Brasilica* 31: 531–538.
- Gerhold, P.; Carlucci, M.B.; Procheş, Ş.; Prinzing, A. 2018. The deep past controls the phylogenetic structure of present, local communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49: 477–497.
- Gómez, J.; Schobbenhaus, C.; Montes, N.E. 2019. *Geological Map Of South America At a Scale of 1: 5M*. Commission for the Geological Map of the World (CGMW), Colombian Geological Survey, and Geological Survey of Brazil. Paris.
- Haseyama, K.L.F.; Carvalho, C.J.B. de. 2011. Padrões de distribuição da biodiversidade Amazônica: um ponto de vista evolutivo. *Revista da Biologia* 7: 35–40.
- Helmus, M.R.; Bland, T.J.; Williams, C.K.; Ives, A.R. 2007. Phylogenetic Measures of Biodiversity. *The American Naturalist* 169: E68–E83.
- Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; ter Steege, H.; Bermudez, M.A.; Mora, A.; Sevink, J.; et al. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Hughes, C.E.; Pennington, R.T.; Antonelli, A. 2013. Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 1–18.
- IDESAM. 2010. *Plano de Uso Público da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã*. Instituto de Conservação e Desenvolvimento Sustentável do Amazonas, Manaus, 0p.

- Irion, G.; Junk, W.J.; de Mello, J.A.S.N. 1997. The Large Central Amazonian River Floodplains Near Manaus: Geological, Climatological, Hydrological and Geomorphological Aspects. In: p.23–46.
- Jin, Y.; Qian, H. 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography* 42: 1353–1359.
- Johnson, M.T.J.; Stinchcombe, J.R. 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 250–257.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse in river-floodplain systems. In: Dodge, D.P. (Ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium*, Vol. 106, Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci, p.110–127.
- Junk, W.J.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Piedade, M.T.F. 2015. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management* 23: 677–693.
- 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.; Piedade, M.T.F.; Lourival, R.; Wittmann, F.; Kandus, P.; Lacerda, L.D.; et al. 2014. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 5–22.
- Kembel, S.W.; Hubbell, S.P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* 87: 86–99.
- Kembel, S.W.; Cowan, P.D.; Helmus, M.R.; Cornwell, W.K.; Morlon, H.; Ackerly, D.D.; et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463–1464.
- Kraft, N.J.B.; Cornwell, W.K.; Webb, C.O.; Ackerly, D.D. 2007. Trait Evolution, Community Assembly, and the Phylogenetic Structure of Ecological Communities. *The American Naturalist* 170: 271–283.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* 162: 285–304.
- Lavin, M.; Herendeen, P.S.; Wojciechowski, M.F. 2005. Evolutionary Rates Analysis of Leguminosae Implicates a Rapid Diversification of Lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* 54: 575–594.
- Lehtonen, S.; Muscarella, R.; Moulatlet, G.; Balslev, H.; Tuomisto, H. 2021. Edaphic heterogeneity and the evolutionary trajectory of Amazonian plant communities. *Ecology and Evolution* 11: 17672–17685.
- Leigh, E.G.; Davidar, P.; Dick, C.W.; Terborgh, J.; Puyravaud, J.-P.; Steege, H.; et al. 2004. Why Do Some Tropical Forests Have So Many Species of Trees? *Biotropica* 36: 447–473.
- Lobo, G. de S.; Wittmann, F.; Piedade, M.T.F. 2019. Response of black-water floodplain (igapó) forests to flood pulse regulation in a dammed Amazonian river. *Forest Ecology and Management* 434: 110–118.
- Luize, B.G.; Venticinque, E.M.; Silva, T.S.F.; Novo, E.M.L. de M. 2015. A floristic survey of angiosperm species occurring at three landscapes of the Central Amazon várzea, Brazil. *Check List* 11: 1789.

- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Pub, Malden, Ma, 256p.
- Mayfield, M.M.; Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities: Phylogeny and coexistence. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- Miller, E.T.; Farine, D.R.; Trisos, C.H. 2017. Phylogenetic community structure metrics and null models: a review with new methods and software. *Ecography* 40: 461–477.
- Mori, S.A.; Prance, G.T. 1990. *Lecythidaceae - Part II. The Zygomorphic-flowered New World Genera (Couroupita, Corythophora, Bertholletia, Couratari, Eschweilera & Lecythis): With a Study of Secondary Xylem of Neotropical Lecythidaceae*. In: *Flora Neotropica Monograph*. The New York Botanical Garden, New York, NY, 376p.
- Mori, S.A.; Tsou, C.; Wu, C.; Cronholm, B.; Anderberg, A.A. 2007. Evolution of Lecythidaceae with an emphasis on the circumscription of neotropical genera: information from combined *ndhF* and *trnL-F* sequence data. *American Journal of Botany* 94: 289–301.
- Mortati, A.F. 2004. *Colonização por peixes no folhicho submerso: Implicações das mudanças na cobertura florestal sobre a dinâmica da ictiofauna de igarapés na Amazônia Central*. INPA/UFAM, 67p.
- Moulatlet, G.M.; Costa, F.R.C.; Rennó, C.D.; Emilio, T.; Schietti, J. 2014. Local Hydrological Conditions Explain Floristic Composition in Lowland Amazonian Forests. *Biotropica* 46: 395–403.
- Muller-Landau, H.C.; Wright, S.J.; Calderón, O.; Condit, R.; Hubbell, S.P. 2008. Interspecific Variation in Primary Seed Dispersal in a Tropical Forest. *Journal of Ecology* 96: 653–667.
- Muscarella, R.; Emilio, T.; Phillips, O.L.; Lewis, S.L.; Slik, F.; Baker, W.J.; et al. 2020. The global abundance of tree palms. *Global Ecology and Biogeography* 29: 1495–1514.
- Neill, C.; Elsenbeer, H.; Krusche, A.V.; Lehmann, J.; Markewitz, D.; Figueiredo, R.O. 2006. Hydrological and biogeochemical processes in a changing Amazon: results from small watershed studies and the large-scale biosphere-atmosphere experiment. *Hydrological Processes* 20: 2467–2476.
- Parolin, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 103: 359–376.
- Parolin, P.; Wittmann, F. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB PLANTS* 2010.
- Parolin, P.; Ferreira, L.V.; Albernaz, A.L.K.M.; Almeida, S.S. 2004. Tree species distribution in Várzea forests of Brazilian Amazonia. *Folia Geobotanica* 39: 371–383.
- Pennington, T.D. 1990. *Flora neotropica: Sapotaceae*. In: Pennington, T.D. (Ed.) *Monograph* 52. New York Botanical Garden, New York, 771p.
- Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Parolin, P.; Junk, W.J. 2012. Impactos ecológicos da inundação e seca na vegetação das áreas alagáveis amazônicas. *Eventos climáticos extremos na Amazônia: causas e conseqüências*: 405–457.
- Prance, G.T. 1976. The Pollination and Androphore Structure of Some Amazonian Lecythidaceae. *Biotropica* 8: 235.
- Prance, G.T. 1979. Notes on the Vegetation of Amazonia III. The Terminology of Amazonian Forest Types Subject to Inundation. *Brittonia* 31: 26.
- Prance, G.T. 1980. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundação. *Acta Amazonica* 10: 499–504.

- Prieto, P.V.; Dos Santos Seger, G.D.; Barros, F.S.M.; De Oliveira-Filho, A.T.; De Siqueira, M.F. 2023. Conservation of Tree Phylogenetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest: Dry Habitats Matter. *Forest Ecology and Management* 546.
- R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. .
- Resende, A.F.D.; Schöngart, J.; Streher, A.S.; Ferreira-Ferreira, J.; Piedade, M.T.F.; Silva, T.S.F. 2019. Massive tree mortality from flood pulse disturbances in Amazonian floodplain forests: The collateral effects of hydropower production. *Science of The Total Environment* 659: 587–598.
- Resende, A. F., Piedade, M. T., Feitosa, Y. O., Andrade, V. H. F., Trumbore, S. E., Durgante, F. M., Schöngart, J. 2020. Flood-pulse disturbances as a threat for long-living Amazonian trees. *New Phytologist*, 227(6), 1790-1803.
- Rocha, M. da; Assis, R.L.; Piedade, M.T.F.; Feitosa, Y.O.; Householder, J.E.; Lobo, G.D.S.; et al. 2019. Thirty years after Balbina Dam: Diversity and floristic composition of the downstream floodplain forest, Central Amazon, Brazil. *Ecohydrology* 12: e2144.
- Rosauer, D.; Laffan, S.W.; Crisp, M.D.; Donnellan, S.C.; Cook, L.G. 2009. Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology* 18: 4061–4072.
- Sandel, B. 2018. Richness-dependence of phylogenetic diversity indices. *Ecography* 41: 837–844.
- Schiatti, J.; Emilio, T.; Rennó, C.D.; Drucker, D.P.; Costa, F.R.C.; Nogueira, A.; et al. 2014. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity* 7: 241–253.
- Schöngart, J.; Wittmann, F.; Faria De Resende, A.; Assahira, C.; De Sousa Lobo, G.; Rocha Duarte Neves, J.; et al. 2021. The shadow of the Balbina dam: A synthesis of over 35 years of downstream impacts on floodplain forests in Central Amazonia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31: 1117–1135.
- Secco, R.S.; Hall, C.F.; Rosário, A.S. 2020. *Amanoa*. Flora do Brasil 2020. (<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB38454>). Accessed on 01 Oct. 2023.
- Smith, S.A.; Brown, J.W. 2018. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany* 105: 302–314.
- ter Steege, H. 2010. Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition of the Amazon. In: Hoorn, C.; Wesselingh, F.P. (Eds.), *Amazonia--Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*, Wiley-Blackwell, Chichester, UK ; Hoboken, NJ, p.447.
- ter Steege, H.; Pitman, N.C.A.; Phillips, O.L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; et al. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444–447.
- Targhetta, N.; Kesselmeier, J.; Wittmann, F. 2015. Effects of the hydroedaphic gradient on tree species composition and aboveground wood biomass of oligotrophic forest ecosystems in the central Amazon basin. *Folia Geobotanica* 50: 185–205.
- Tilman, D.; Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363–365.
- Tucker, C.M.; Cadotte, M.W. 2013. Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions* 19: 845–854.

- Vane-Wright, R.I.; Humphries, C.J.; Williams, P.H. 1991. What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235–254.
- Venail, P.; Gross, K.; Oakley, T.H.; Narwani, A.; Allan, E.; Flombaum, P.; et al. 2015. Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology* 29: 615–626.
- Véron, S.; Saito, V.; Padilla-García, N.; Forest, F.; Bertheau, Y. 2019. The Use of Phylogenetic Diversity in Conservation Biology and Community Ecology: A Common Base but Different Approaches. *The Quarterly Review of Biology* 94: 123–148.
- Vicentini, A. 2016. The Evolutionary History of *Pagamea* (Rubiaceae), a White-sand Specialist Lineage in Tropical South America. *Biotropica* 48: 58–69.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist* 156: 145–155.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A.; Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.
- Wittmann, F.; Junk, W.J. 2016. Amazon River Basin. In: Finlayson, C.M.; Milton, G.R.; Prentice, R.C.; Davidson, N.C. (Eds.), *The Wetland Book*, Springer Netherlands, Dordrecht, p.1–20.
- 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. *Forest Ecology and Management* 196: 199–212.
- Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W.J. 2010. Phytogeography, Species Diversity, Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests*, Vol. 210, Springer Netherlands, Dordrecht, p.61–102.
- Zuanon, J.; Mendonça, F.P.; Santo, H.M.V.E.; Dias, M.S.; Galuch, A.V.; Akama, A. 2015. *Guia de peixes da Reserva Adolpho Ducke*. Editora INPA, Manaus, 155p.

Capítulo 2. Souza et al. Soil flooding filters evolutionary lineages from tree communities in Amazonian riparian forests. (Submetido ao periódico *Ecology and Evolution*).

A inundação do solo filtra linhagens evolutivas de comunidades arbóreas em florestas ciliares amazônicas

Resumo

As inundações em rios de águas pretas na Amazônia resultam na seleção de diferentes linhagens, promovendo assim a coexistência entre espécies. Este processo tende a reduzir a riqueza de espécies e a diversidade filogenética à medida que aumenta a intensidade e a duração da saturação do solo. Nós investigamos se as comunidades arbóreas amazônicas são filogeneticamente estruturadas e diversificadas ao longo de gradientes hidrológicos. O estudo foi realizado por meio de inventários florísticos e hidrológicos ao longo do Rio Falsino, um rio de água preta no leste da Amazônia, na Floresta Nacional do Amapá. Utilizando o levantamento de espécies, construímos uma matriz de presença e ausência e geramos uma filogenia utilizando o maior banco de dados de plantas vasculares disponível no GenBank. Calculamos os valores padronizados das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), distância filogenética média (ses.MPD) e distância média do vizinho mais próximo (ses.MNTD), para testar se o histórico de relacionamentos entre espécies na comunidade é influenciado pela inundação. Utilizamos a métrica de endemismo filogenético (PE) para verificar a existência de táxons com distribuição restrita. Regressões lineares foram utilizadas para testar se as métricas filogenéticas possuem relação significativa com as variáveis: altura máxima de inundação, profundidade máxima do lençol freático e amplitude máxima de inundação. Os resultados deste estudo destacam padrões significativos relacionados à distribuição das espécies, que estão associados à profundidade máxima do lençol freático e à diversidade filogenética. As áreas sujeitas a inundações permanentes exibiram reduzida riqueza de táxons, baixa diversidade filogenética e distribuição aleatória de linhagens dentro das comunidades. Por outro lado, as matas ciliares apresentaram maiores índices de riqueza, diversidade e dispersão filogenética de táxons, além de maior endemismo filogenético. Estes resultados indicam que a inundação sazonal e previsível do solo filtra as linhagens de árvores ao longo do gradiente hidrográfico. Diferentes adaptações das espécies ao alagamento de suas raízes são provavelmente requisitos para a colonização nesses ambientes e podem representar um fator importante na diversificação das linhagens de árvores no bioma Amazônico.

Palavras chaves: Áreas alagáveis, dispersão filogenética, endemismo, gradiente topográfico, história evolutiva, padrão aleatório.

Soil flooding filters evolutionary lineages from tree communities in Amazonian riparian forests

Abstract

Floods in blackwater rivers in the Amazon result in the selection of different lineages, thus promoting coexistence between species. This process tends to reduce species richness and phylogenetic diversity as the intensity and duration of soil saturation increases. We investigated whether Amazonian tree communities are phylogenetically structured and diversified along hydrological gradients. The study was carried out through floristic and hydrological inventories along the Falsino River, a blackwater river in the eastern Amazon, in the Amapá National Forest. Using the species survey, we constructed a presence and absence matrix and generated a phylogeny using the largest vascular plant database available in GenBank. We calculated the standardized values of the metrics of phylogenetic diversity (ses.PD), average phylogenetic distance (ses.MPD) and average nearest neighbor distance (ses.MNTD), to test whether the history of relationships between species in the community is influenced by inundation. We used the phylogenetic endemism (PE) metric to verify the existence of taxa with restricted distribution. Linear regressions were used to test whether phylogenetic metrics have a significant relationship with the variables: maximum flood height, maximum water table depth and maximum flood amplitude. The results of this study highlight significant patterns related to species distribution, which are associated with maximum water table depth and phylogenetic diversity. Areas subject to permanent flooding exhibited reduced taxon richness, low phylogenetic diversity and random distribution of lineages within communities. On the other hand, riparian forests showed higher levels of richness, diversity and phylogenetic dispersion of taxa, in addition to greater phylogenetic endemism. These results indicate that seasonal and predictable soil flooding filters tree lineages along the hydrographic gradient. Different adaptations of species to the flooding of their roots are probably requirements for colonization in these environments and may represent an important factor in the diversification of tree lineages in the Amazon biome.

Key words: Floodable areas, phylogenetic dispersal, endemism, topographic gradient, evolutionary history, random pattern.

Introdução

A Bacia Amazônica se estende por cerca de 6.8 milhões de km² e apresenta uma elevada riqueza e diversidade de espécies (Myers et al. 2000, Antonelli and Sanmartín 2011, Junk et al. 2011, ter Steege et al. 2013). Apesar da sua grandiosidade espacial e em número de espécies, ainda há uma lacuna no conhecimento em relação às áreas específicas que abrigam alta diversidade filogenética (PD, Webb 2000) e endemismo filogenético (PE, Rosauer et al. 2009). A diversidade filogenética quantifica a história evolutiva dos organismos em uma comunidade com base em suas relações ancestrais e é considerada um indicador preditivo para identificar áreas com alta diversidade, enquanto o endemismo de espécies indica a presença de táxons com distribuição espacial restrita (Vane-Wright et al. 1991, Faith 1992, Webb 2000, Magurran 2004, Ricotta 2005, Owen et al. 2019). As áreas com elevado endemismo filogenético desempenham um papel crucial na conservação da biodiversidade (Pressey et al. 1994, Ferrier et al. 2000) e atuam como reservas naturais para maximizar a diversidade filogenética local (Faith et al. 2004, Forest et al. 2007). Essas áreas possuem uma extrema importância na preservação das espécies e na garantia da manutenção da diversidade evolutiva, sobretudo diante do cenário alarmante de perda da biodiversidade devido à extinção, um fenômeno acentuado em nível global (Dirzo and Raven 2003, Cadotte et al. 2008).

Fatores como o tamanho e a complexidade geográfica, as características do habitat e os atributos das espécies podem influenciar os padrões de diversidade (Cadotte et al. 2010, Stropp et al. 2011, Relyea and Ricklefs 2021). Esses fatores ambientais funcionam como filtros, selecionando espécies que são filogeneticamente próximas ou distantes, que podem compartilhar características funcionais semelhantes para explorar os mesmos recursos de maneiras diferentes (Webb 2000, Fukami et al. 2005, Pausas and Verdú 2010). Isso significa que a coexistência de espécies pode envolver tanto aquelas que são evolutivamente próximas (agrupadas) quanto as distantes (dispersas), ou pode resultar em comunidades distribuídas de forma aleatória no espaço. A compreensão desses padrões filogenéticos é fundamental para obter estimativas mais precisas sobre como as comunidades de plantas estão estruturadas no espaço e no tempo (Kubitzki 1987, Wittmann et al. 2010, Gerhold et al. 2018).

A Bacia Amazônica é um sistema fluvial vasto e interligado, composto por rios, lagos e riachos, localmente conhecidos como igarapés. Essa bacia regula uma ampla gama de ambientes aquáticos e terrestres, caracterizados por uma alta diversidade de espécies que se adaptaram às variadas condições de solo e gradientes de inundação em diferentes regiões (Prance, 1980; Salati e Vose, 1984; Mortati, 2004; Junk et al. 1989, 2011). Os igapós, que

drenam as formações geológicas mais antigas da Amazônia, surgiram durante o período Terciário, com sedimentos aluviais originados de rochas de idade pré-cambriana devido à erosão vertical dos escudos das Guianas e do Brasil Central. Esse processo de erosão deu origem aos rios de águas pretas e claras. Caracterizadas por escassez de nutrientes e intemperização intensa, as áreas alagáveis florestadas associadas a esses rios exibem um alto nível de endemismo e baixa riqueza de espécies, quando comparadas às florestas de várzea que são banhadas pelos rios de água branca de origem mais recente (Fittkau 1971, Prance 1979, Ayres 1986, Kubitzki 1987, Junk et al. 1989).

A constante inundação e o lençol freático profundo em locais onde os pulsos de inundação são regulares e de maior amplitude resultam na predominância de espécies adaptadas a essas condições específicas (Parolin 2009, Parolin e Wittmann 2010, Piedade et al. 2012, Wittmann et al. 2013). Em contrapartida, em áreas com inundação periódica estocástica e de baixa amplitude, como as florestas ripárias de terra firme, o lençol freático é mais raso e está intimamente relacionado com o nível de água superficial do rio ou riacho. Essa relação é menos variável do que em áreas próximas a grandes rios, onde a amplitude da inundação superficial é maior. Essas áreas abrigam uma alta diversidade de espécies adaptadas a solos com características distintas, enfrentando pressões seletivas diferentes das encontradas nos ambientes inundados por grandes rios, resultando em uma composição distinta de espécies (Prance 1980, Kubitzki 1989, Junk et al. 2011). Embora o solo ripário próximo aos igarapés possa apresentar diferenças na disponibilidade de água subterrânea em comparação com as áreas aluviais ao longo dos grandes rios, é importante ressaltar que esses solos ripários geralmente permanecem mal drenados, com variações na saturação ao longo do ciclo de inundação e seca.

A especialização das espécies arbóreas nas áreas alagáveis da Amazônia é amplamente documentada (p.ex. Parolin 2009, Ferreira et al. 2010, Piedade et al. 2012). Wittmann (2010) descreve uma variação na distribuição dessas espécies ao longo do gradiente de alagamento que se estende desde as florestas ripárias de baixio de terra-firme até as florestas de igapó. Com base nessa observação, o autor formulou a hipótese de que as espécies de terra firme colonizaram as áreas alagáveis em diferentes períodos evolutivos, resultando em processos adaptativos que levaram ao endemismo e à baixa riqueza de espécies nas áreas de igapós onde a inundação é extrema. A diferenciação de habitats e espécies ao longo desse gradiente de inundação na Amazônia foi destacada por Piedade et al., (2010) e Junk et al., (2015), no entanto, estudos filogenéticos investigando essa variação ao longo do gradiente fluvial terra firme -

igarapós, até onde sabemos, são desconhecidos. É importante ressaltar que a maioria das espécies que ocorrem nas áreas alagáveis amazônicas também podem ser encontradas nas áreas de terra firme (Kubitzki 1989), o que adiciona mais complexidade e necessidade da compreensão da distribuição com base na história evolutiva dessas espécies e suas diferentes adaptações ao longo do tempo.

A complexa interação entre fatores hidrológicos que resultam no gradiente de inundação desempenha um papel determinante na organização das diferentes fitofisionomias na Amazônia, tendo em vista a notável capacidade das plantas de se adaptarem às condições ambientais variáveis (Junk and Piedade 1997, Parolin 2009). Espécies arbóreas de vários grupos taxonômicos podem apresentar adaptações morfológicas e fisiológicas convergentes em resposta ao estresse hídrico nas áreas amazônicas sujeitas à inundação, como raízes adventícias e aerênquimatosas, hipertrofia do caule, lenticelas e redução na fotossíntese (Lobo and Joly 1995, Kozłowski 1997, Wittmann e Parolin 1999, Ferreira et al. 2006). Considerando que a composição e a riqueza de espécies variam significativamente tanto entre como dentro das comunidades das florestas inundáveis na Amazônia (Ferreira et al. 2005, Hoorn et al. 2017, Lobo et al. 2019, Rocha et al. 2019), avaliamos neste estudo dois cenários hipotéticos: 1) A presença de uma estrutura filogenética, onde poucas linhagens de árvores evoluíram características que permitem a sobrevivência nas áreas alagáveis, resultando em uma comunidade estruturada filogeneticamente; 2) A ausência de estrutura filogenética, com linhagens independentes de espécies de árvores colonizando esses ambientes, levando a uma convergência de estratégias evolutivas para sobreviver ao alagamento. Desta forma, este trabalho teve como objetivo principal capturar a diversidade e a estrutura filogenética da comunidade arbórea desde as florestas que margeiam os pequenos igarapés de terra firme com alagamento curto, raso e imprevisível, até os igarapés de água preta, onde o alagamento é alto, logo e previsível, relacionando esses padrões com os gradientes hidrológicos de inundação e profundidade máxima do lençol freático.

Material e métodos

A área deste estudo abrangeu a sub-bacia de água preta do Rio Falsino (0°55'N e 51°35'O). Essa sub-bacia está situada marginalmente à Floresta Nacional (FLONA) do Amapá, localizada no estado do Amapá, Brasil (Figura 1).

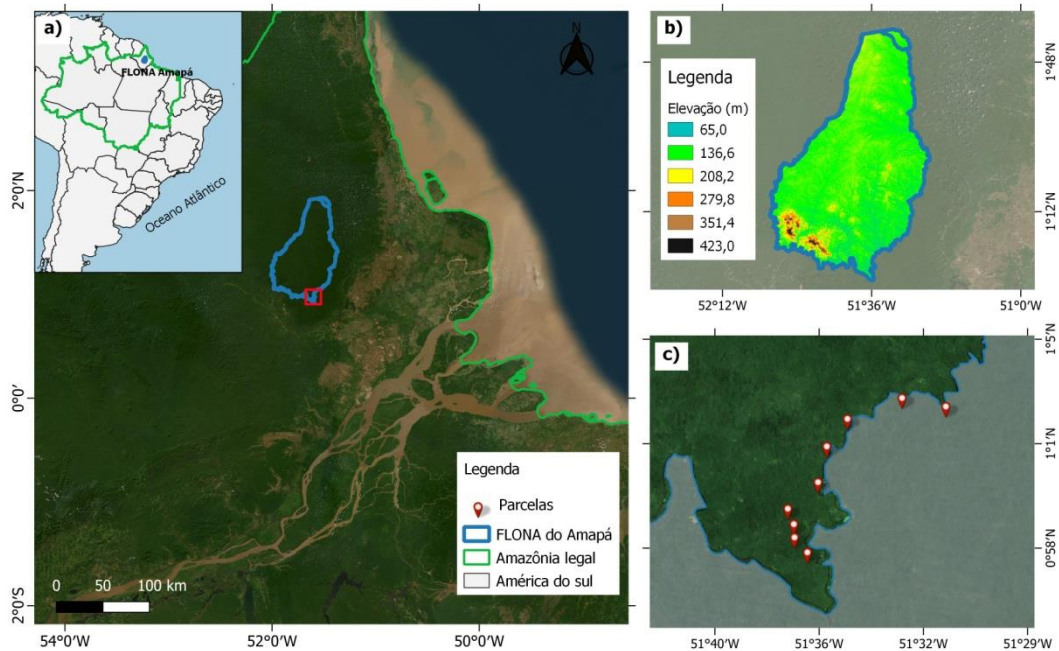


Figura 1. a) Localização da área de estudo da Floresta Nacional do Amapá; b) Modelo digital de elevação da superfície (MDE Copernicus); c) Delimitação das parcelas. Fonte: Núcleo de geoprocessamento e modelagem - Grupo MAUA/INPA.

Com uma extensão de 460.353 hectares, a FLONA do Amapá é delimitada pela Floresta Estadual do Amapá a leste e pelo Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque a oeste, formando, junto a essas áreas, o Corredor de Biodiversidade do Amapá, que abrange mais de 70% da área total do estado (ICMBIO 2014). O perímetro da FLONA do Amapá é definido pelos rios Araguari ao sul, Falsino a leste e Mutum a oeste. O rio Falsino, um dos principais afluentes do rio Araguari, está situado a mais de 70 km a montante da hidrelétrica de Porto Grande, mantendo seu estado natural e sendo acessível somente com autorização para turismo e pesquisa científica (ICMBIO 2016). Esse rio de água preta possui baixa carga de sedimentos e nutrientes devido a sua origem nas cabeceiras do Escudo das Guianas (Junk et al., 2015). Em tempos passados, o rio Araguari drenava para o Oceano Atlântico, porém, devido à erosão do Canal do Urucurituba, a maior parte de sua água é agora desviada para o rio Amazonas (Santos et al. 2018).

O clima da região da FLONA do Amapá é do tipo Tropical Quente-Úmido, com uma temperatura média de 27,6 °C em Macapá, e uma precipitação anual média de 2.284 mm na região de Serra do Navio, os municípios mais próximos da área com dados disponíveis (SUDAM, 1984). Quanto à geologia, a FLONA do Amapá está situada na parte mais alta da região do Escudo das Guianas, com grande parte da formação geológica datando do Pré-

cambriano (>1.000 Ma), no período Paleoproterozóico (2.300-2.050 Ma) (Gómez et al. 2019). O relevo é variável, com a maior parte oscilando entre 50 e 60 metros de altitude, embora existam picos que atingem até 460 metros no sul da unidade (ICMBIO 2016). A vegetação é heterogênea, com a presença de florestas de terra firme, baixios, igapós e zonas de transição entre cerrado e floresta (ICMBIO 2014).

Inventário florístico

O inventário florístico utilizado neste estudo incluiu árvores acima de 10 cm de Diâmetro a Altura Peito (DAP). Para uma identificação precisa, cada árvore inventariada foi marcada com placas de alumínio, contendo números de identificação únicos. A identificação das espécies foi conduzida com a ajuda de um especialista em botânica, tanto em termos científicos quanto populares. Adicionalmente, coletamos exsicatas do material botânico no campo, transportando-o para o Herbário do INPA em Manaus, onde ocorreu a identificação final e o depósito do material fértil. Para garantir uma identificação precisa e padronizada, mantendo a integridade e refinamento dos dados taxonômicos realizamos a busca por cada espécie analisada no inventário utilizando o Taxonomic Name Resolution Service V5.1 (link de acesso:) e o site do Herbário Virtual Re flora.

Delineamento amostral

Avaliamos a sub-bacia com nove parcelas de 0,5 ha (100 m x 50 m), subdivididas em oito subparcelas de 25 x 25 m. Essas parcelas foram distribuídas ao longo dos rios sendo: três nas cabeceiras de igarapés de 1ª ou 2ª ordem no trecho alto (florestas ripárias), três ao longo de rios de 3ª ordem no trecho médio (zona intermediária) e três nas planícies de rios principais de 4ª ordem no trecho baixo (florestas de igapós), caracterizadas por diferentes regimes de inundação. As parcelas foram posicionadas com base na topografia e mantiveram um espaçamento de mais de 1 km entre si para minimizar variações internas de altitude, solo e lençol freático. A padronização das unidades amostrais permitiu capturar a variação ambiental ao longo do contínuo fluvial das cabeceiras até a foz do rio Falsino (Figura 2).

Reconstrução filogenética

Utilizamos o pacote V.PhyloMaker (Jin e Qian 2019) para reconstruir a árvore filogenética das espécies arbóreas com base na matriz de presença e ausência de espécies construída a partir da lista final do banco de dados projeto rede Ripária para a área do estudo. O V.PhyloMaker usa uma versão atualizada e expandida da megafilogenia GBOTB (GenBank taxa with a back provided by One Tree of Life version 9.1) desenvolvida por Smith e Brown (2018). A filogenia GBOTD. Extended é calibrada no tempo, incluindo todas as famílias de plantas com sementes existentes (74,533 espécies), baseado no sistema APGIV (Angiosperm Phylogeny Group 2016), sendo assim a maior filogenia datada para plantas vasculares disponível (Jin e Qian 2019). Os indivíduos que não foram identificados até o nível de espécie, foram adicionados aos seus respectivos gêneros utilizando o cenário 3, com a função `scenarios = "S3"` implementado no V.PhyloMaker.

Métricas filogenéticas

Calculamos a riqueza de espécies como proporções do total em cada parcela e as métricas de diversidade filogenética bruta (PD), distância filogenética média (MPD) e distância média do vizinho mais próximo (MNTD). Um possível viés nessas métricas é a influência da riqueza de espécies na comunidade (Cadotte et al. 2010, Tucker e Cadotte 2013, Sandel 2018). Removemos o efeito de riqueza dos valores brutos (PD, MPD e MNTD) (Webb et al. 2002, Kembel et al. 2010, Miller et al. 2017) usando o modelo nulo do tamanho de efeito padronizado (ses.PD, ses.MPD, ses.MNTD). O modelo nulo envolveu a realização de 999 permutações utilizando o método "independent swap", esse método reorganiza aleatoriamente os rótulos dos táxons na matriz de distância filogenética, permitindo calcular a média e o desvio padrão dos valores obtidos a partir dos modelos gerados por essas permutações (Kembel et al. 2010).

A métrica ses.PD mede o comprimento total do ramo de todas as espécies na comunidade, ses.MPD representa a distância filogenética média entre pares de espécies na mesma comunidade, capturando as relações filogenéticas de espécies coocorrentes. A métrica ses.MNTD quantifica a distância filogenética média de cada espécie ao seu vizinho mais próximo na árvore filogenética da comunidade. Assim, MPD pode refletir relações entre espécies mais antigas, enquanto MNTD revela padrões em relações entre espécies mais recentes. Valores positivos de ses.MPD e ses.MNTD com $P \geq 0.95$ indicam dispersão filogenética, valores negativos com $P \leq 0.05$ indicam agrupamento filogenético, e valores em torno de zero e sem significância (P entre 0.05 e 0.95) indicam um padrão filogenético aleatório.

Além das métricas padronizadas de ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD também utilizamos a métrica de endemismo filogenético (PE) que calcula a fração dos ramos restritas a regiões específicas. PE foi calculado como o somatório da proporção dos comprimentos de ramos da árvore filogenética que une todas as espécies da comunidade. Para essa análise, utilizamos o pacote *phyloregion* no programa R por meio da função “`resultados_PE<- phylo_endemism`”. PE identifica áreas ou comunidades que abrigam componentes restritos da diversidade filogenética e é uma métrica proposta para auxiliar estudos de conservação estabelecendo critérios para priorizar regiões a serem conservadas com base na importância evolutiva (partes da filogenia com distribuição espacial limitada) (Rosauer et al. 2009). O índice de endemismo filogenético (PE) considera todas as comunidades como o range espacial máximo. Se todas as espécies ocorressem em todas as comunidades o valor de PE seria 1, indicando baixo endemismo filogenético.

Análises estatísticas

As análises de estrutura filogenética foram realizadas utilizando o pacote ‘Picante’ versão 1.8.2 (Kembel et al. 2010). Utilizamos a função “`lm ()`” para realizar regressões lineares simples e testar se as três métricas filogenéticas padronizadas (ses. PD, ses.MPD e ses. MNTD) são significativamente relacionadas as variáveis de amplitude de inundação, altura máxima da inundação e profundidade máxima do lençol freático. Todas as análises foram realizadas no programa R versão 4.1.1 (R Core Team 2023).

Resultados

Variação da hidrologia ao longo da bacia hidrográfica

Nas florestas ripárias, a altura máxima de inundação variou de 81 cm a 173 cm, com uma profundidade máxima do lençol freático de -100 cm a -80 cm, resultando em uma amplitude de inundação entre 181 cm e 253 cm. Na zona intermediária, a altura máxima de inundação variou de 428 cm a 494 cm, enquanto a profundidade máxima do lençol freático variou de -275 cm a -41 cm. A amplitude de inundação nesse trecho variou de 469 cm a 769 cm. Já nos igapós, a altura máxima de inundação foi maior, variando de 475 cm a 572 cm, com uma profundidade máxima do lençol freático variando de -209 cm a -154 cm e uma amplitude de inundação variando de 629 cm a 759.5 cm (Figura 3).

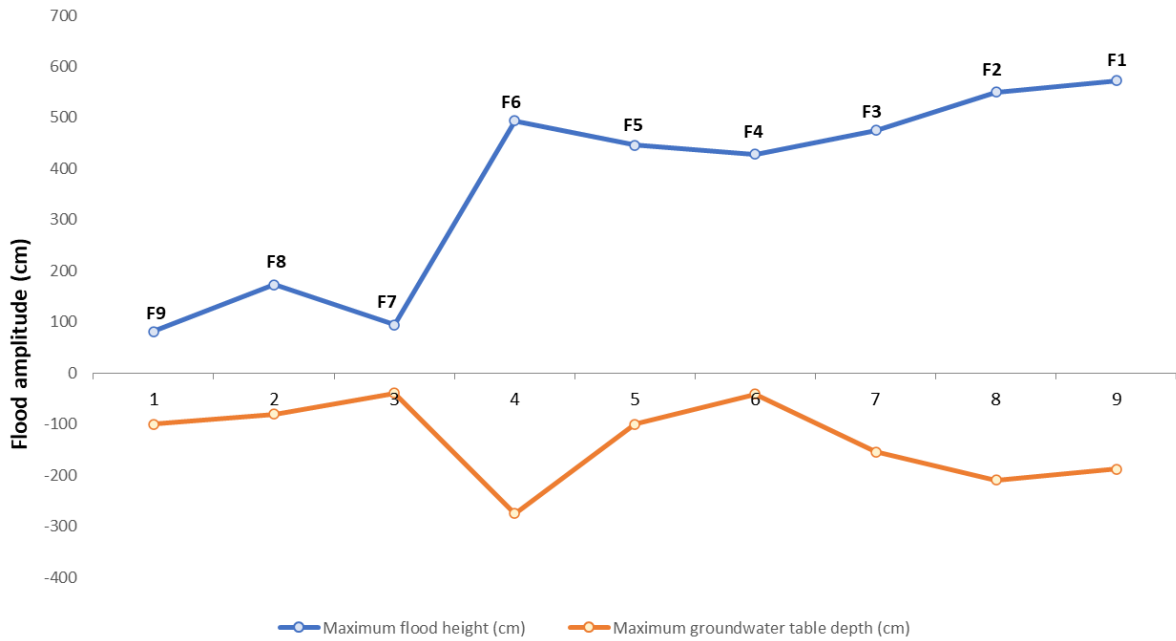


Figura 3. Média da variação anual do gradiente hidrológico nas parcelas amostradas em diferentes trechos na FLONA do Amapá.

Este estudo registrou um total de 2.452 indivíduos, representados por 221 espécies, em 134 gêneros e 45 famílias. A filogenia que retrata o conjunto de espécies da comunidade é apresentada na figura 4. Das 45 famílias analisadas, cinco se destacaram por possuírem o maior número de espécies representantes. Fabaceae liderou com 54 espécies, seguida por Lecythidaceae com 19 espécies, Chrysobalanaceae com 13 espécies, Sapotaceae com 12 espécies e Myrtaceae com 8 espécies.

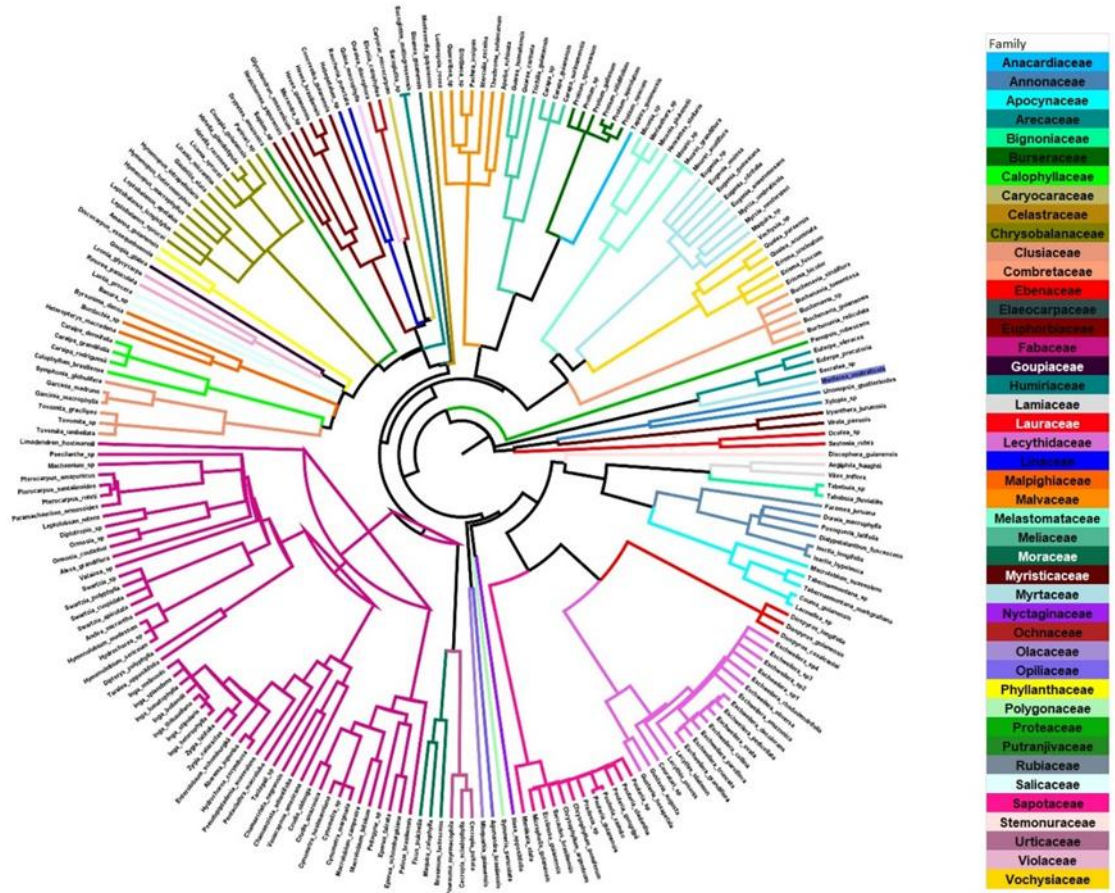


Figura 4. Árvore filogenética gerada no V.PhyloMaker a partir da megafilogenia GBOTB e a lista de espécies do levantamento florístico do projeto rede Ripária realizado nas parcelas do rio Falsino (Amazônia oriental). As diferentes cores representam as famílias identificadas.

Dos 2.456 indivíduos identificados neste estudo, 833 estavam localizados nas florestas ripárias, 869 em posições intermediárias da bacia hidrográfica e 750 nas florestas alagáveis de igapó. Entre as famílias com maior número de indivíduos distribuídos ao longo de todo o gradiente destacam-se Fabaceae contendo 606 indivíduos, Chrysobalanaceae com 364 indivíduos, Lecythidaceae com 246 indivíduos e Myrtaceae com 162 indivíduos. Nas zonas ripárias da terra firme, a família Fabaceae apresentou 190 indivíduos, Arecaceae (restrita a este trecho), 146 indivíduos, e Lecythidaceae, 124 indivíduos. No trecho médio Fabaceae apresentou 221 indivíduos, Chrysobalanaceae 176, Lecythidaceae 77, e Vochysiaceae, 59 indivíduos. Nos

igapós, Fabaceae apresentou 205 indivíduos, Chrysobalanaceae 129, Myrtaceae 106, e Lecythidaceae, 45 indivíduos.

Entre os gêneros mais ricos, *Eschweilera* apresentou 14 espécies, seguido por *Inga* com sete espécies, *Protium* com seis espécies, e *Pouteria*, *Eugenia* e *Buchenavia* com cinco espécies cada (ver material suplementar Capítulo 2). A riqueza de espécies variou ao longo do gradiente de inundação, com as parcelas de terra firme apresentando a maior riqueza, enquanto as parcelas do igapó apresentaram menor riqueza de espécies. A porcentagem total de famílias com maior riqueza de espécies analisadas neste estudo é de 35,6%, com base no somatório das porcentagens de riqueza de espécies das cinco famílias que se destacaram: Fabaceae (17,8%), Lecythidaceae (6,3%), Chrysobalanaceae (4,3%), Sapotaceae (3,9%) e Myrtaceae (2,6%).

Dentre as dez espécies com o maior número de indivíduos, destacaram-se a palmeira *Euterpe oleracea* Mart, *Maclobium bifolium* Aubl. Pers, *Myrcia umbraticola* (Kunth) E. Lucas & C.E. Wilson, *Licania micranta* Miq, *Pterocarpus santalinoides* L'Hér. ex DC, *Cynometra hostmanniana* Tul, *Hymenopus macrophyllus* (Benth.) Sothers & Prance, *Discocarpus essequeboensis* Klotzsch, *Lecythis idatimon* Aubl e *Leptobalanus sprucei* (Hook.f.) Sothers & Prance. Do total de 221 espécies analisadas, 76 foram representadas por apenas um indivíduo, enquanto 27 espécies possuíram dois indivíduos.

Ao considerar a distribuição das famílias ao longo do gradiente, verificamos que as famílias Anacardiaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Goupiaceae, Lamiaceae, Lauraceae, Linaceae, Nyctaginaceae, Olacaceae, Stemonuraceae e Urticaceae ocorreram exclusivamente nas parcelas de terra firme variando no número de espécies. As espécies *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae), *Goupia glabra* (Goupiaceae), *Neea oppositifolia* Ruiz & Pavon (Nyctaginaceae) e *Discophora guianensis* (Stemonuraceae) foram as únicas representantes dessas famílias. Assim como as famílias Polygonaceae e Putranjivaceae que ocorreram exclusivamente nas parcelas do igapó.

Distribuição espacial das métricas de riqueza, diversidade e estrutura filogenética

A correlação de Pearson indicou que os valores brutos da métrica de diversidade filogenética (PD) co-variam com a riqueza de espécies ($p < 0,01$). Não houve relação entre os valores brutos de MPD, MNTD e a riqueza ($p > 0,05$). Ao contrário de seus respectivos valores brutos, onde a riqueza de espécies é estritamente relacionada a diversidade filogenética, as

correlações de Pearson mostram que os valores padronizados de ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD não estão correlacionados à riqueza de espécies dentro das comunidades (Figura 5).

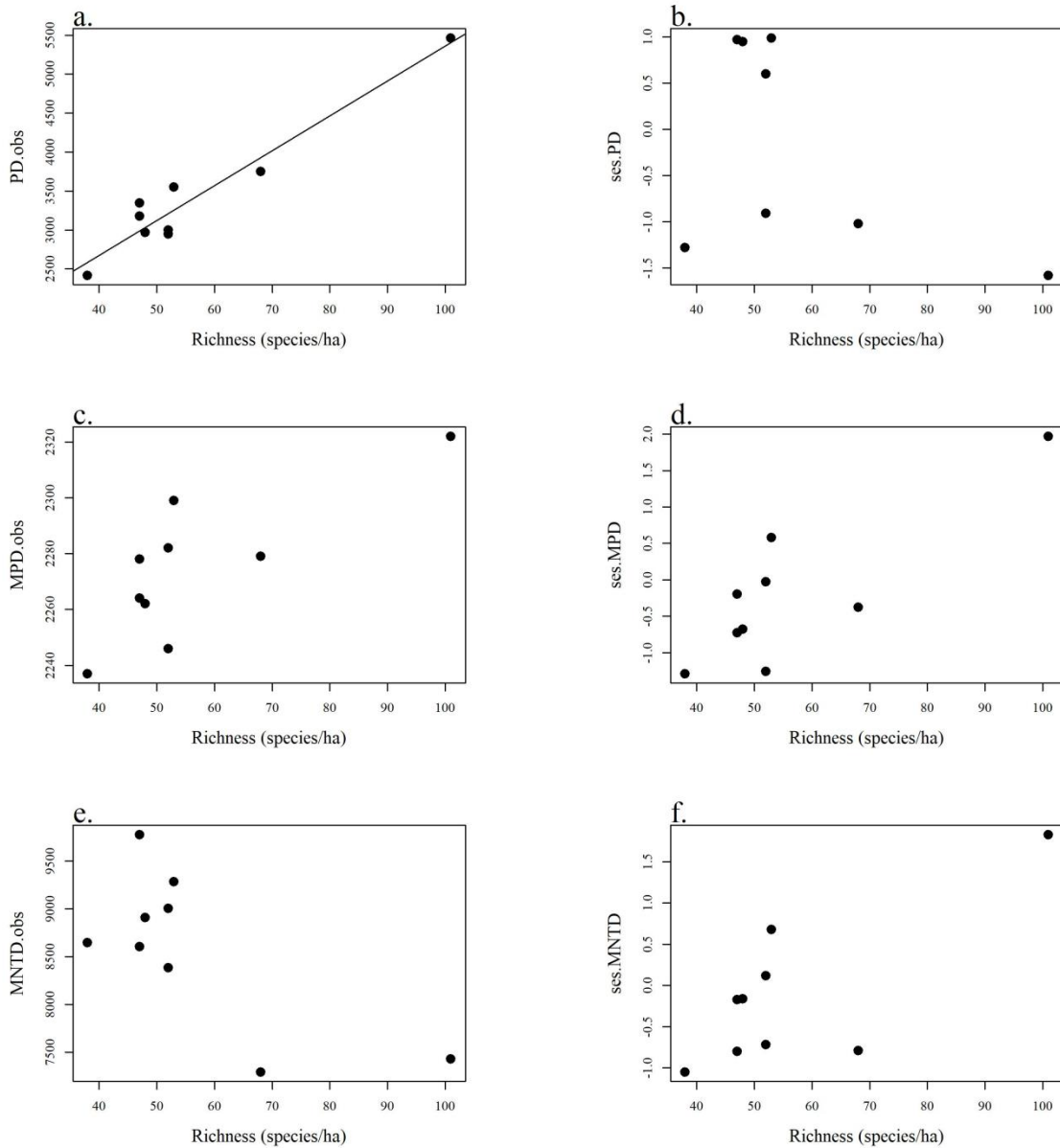


Figura 5. Coeficientes de correlação de Pearson entre riqueza de espécies e valores métricos brutos: a) diversidade filogenética (PD.obs), b) Coeficientes de correlação de Pearson entre riqueza de espécies e tamanho de efeito padronizado da diversidade filogenética (ses.PD), c) distância filogenética média (MPD.obs), d) tamanho de efeito padronizado da média entre pares (ses.MPD), e) média da distância filogenética mais próxima (MNTD.obs), f) tamanho de efeito padronizado da distância média do táxon mais próximo.

As análises de estrutura filogenética revelaram que a diversidade filogenética varia ao

longo do gradiente de inundação. Uma parcela das florestas ripárias exibiu um padrão divergente do esperado ao acaso, apresentando valores positivos de ses.PD, indicando uma maior diversidade filogenética e uma dispersão filogenética na comunidade. Nessa mesma parcela, o índice ses.MNTD demonstrou uma relação significativa com espécies mais recentes. Em contraste, nas outras áreas, os valores de ses.MNTD foram mais próximos de zero, sugerindo uma estrutura filogenética aleatória. Os resultados de PE apontam que alguns táxons apresentam distribuição espacial restrita, sendo que as florestas ripárias apresentaram o índice mais elevado, como demonstrado na Tabela 1.

Tabela 1. Tamanho do efeito padronizado das métricas de diversidade filogenética (ses.PD), média da distância filogenética (ses.MPD) e a distância filogenética média entre os táxons mais próximos (ses.MNTD), índice de endemismo filogenético (PE) e variáveis ambientais observadas nas parcelas do Rio Falsino. Valores positivos de ses.PD, ses.MPD sugerem maior diversidade e maior distância filogenética (dispersão), enquanto valores negativos sugerem menor diversidade e menor distância filogenética (agrupamento filogenético). Valores em negrito indicam variação significativa.

Parcela	ses.PD	p	ses.MPD	p	ses.MNTD	p	PE	Alt	Plf	Ampl
Florestas ripárias	1.58	0.95	1.96	0.84	1.83	0.96	19.09	81	-100	181
Florestas ripárias	-1.02	0.13	-0.38	0.22	-0.79	0.28	9.11	173	-80	253
Florestas ripárias	-1.28	0.10	-1.29	0.14	-1.05	0.15	4.58	95	-39	134
Intermediário	0.97	0.23	-0.03	0.24	-0.73	0.25	5.21	494	-275	769
Intermediário	0.95	0.20	-0.68	0.44	-0.16	0.47	4.09	446	-100	546
Intermediário	-0.91	0.25	-0.20	0.44	-0.17	0.46	4.25	428	-41	469
Igapó	0.60	0.56	-0.73	0.79	0.79	0.80	5.89	475	-154	629
Igapó	0.99	0.84	0.58	0.74	0.68	0.76	6.37	550	-209	759
Igapó	0.97	0.32	-1.26	0.45	-0.11	0.48	5.68	572	-187.5	759.5

Legenda: Alt= Altura da inundação; Plf=Profundidade máxima do lençol freático; Ampl=Amplitude máxima da inundação

Efeito das variáveis hidrológicas na riqueza, diversidade e estrutura filogenética das comunidades

Não houve relação significativa entre a variável amplitude de inundação nos índices ses.PD ($p=0.22$; $R^2=0.21$), ses.MPD ($p=0.67$; $R^2=0.03$) e ses.MNTD ($p=0.65$; $R^2=0.03$). Não houve variação significativa entre os valores padronizados da riqueza e a profundidade máxima do lençol freático ($p=0.69$; $R^2=0.02$), nem entre a altura da inundação ($p=0.15$; $R^2=0.02$) e amplitude de inundação ($p=0.22$; $R^2=0.20$). Tampouco foram observadas relações significativas entre a variável altura máxima da inundação, ses.PD ($p=0.43$; $R^2=0.09$), ses.MPD ($p=0.52$; $R^2=0.06$) e ses.MNTD ($p=0.84$; $R^2=0.006$). Por outro lado, há uma redução significativa na diversidade filogenética (ses.PD) em resposta ao aumento na profundidade máxima do lençol freático ($p=0.03$; $R^2=0.52$) (Figura 6).

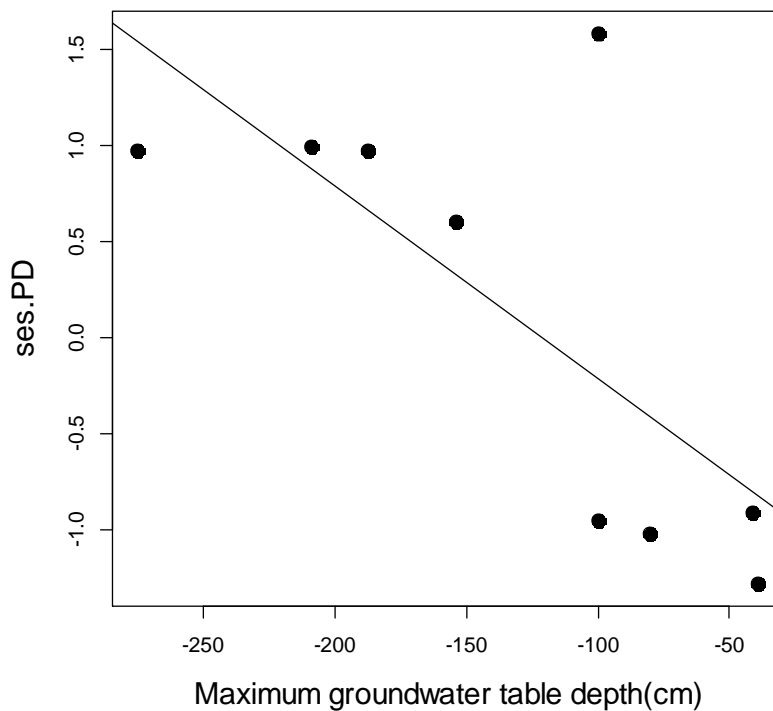


Figura 6. Regressão linear entre a métrica de diversidade filogenética (ses.PD) e profundidade do lençol freático.

DISCUSSÃO

Constatamos que a profundidade do lençol freático atua como um fator determinante na organização e estrutura das comunidades de árvores de florestas de igapó. Ao capturar o efeito do gradiente de inundação que abrange desde igarapés em áreas inundadas periodicamente até igapós afetados pelo pulso de inundação, identificamos padrões distintos de diversidade filogenética e distribuição das espécies ao longo dessas distintas condições. Nos igarapés de terra firme onde o lençol freático é menos profundo e as inundações são causadas por chuvas, as florestas exibiram uma maior riqueza de espécies e maior diversidade filogenética (ses.PD), resultando também em um padrão de dispersão (ses.MPD) caracterizado por relações mais recentes entre as espécies (ses.MNTD). Contrastando com essas áreas, as demais regiões ao longo do gradiente apresentam um padrão aleatório de distribuição e uma menor diversidade filogenética e riqueza à medida que a profundidade do lençol freático aumenta. Assim, a hipótese formulada por Wittmann et al., 2010 de que algumas linhagens de árvores foram sendo filtradas pelo gradiente de alagamento do solo para ocupar o mesmo nicho nas áreas alagáveis foi sustentada no presente estudo.

O lençol freático desempenha um papel importante na regulação do ambiente hídrico das áreas úmidas influenciando as adaptações das espécies para tolerar a saturação do solo ou a presença constante de água (Cosme et al., 2017; Costa et al., 2022). Assim, áreas com lençol freático mais profundo tendem a reter mais água, limitando o estabelecimento e sobrevivência das plantas (Stefanello et al., 2006). Essa limitação foi evidenciada pela redução da diversidade filogenética em parcelas do igapó. Por outro lado, áreas com lençol freático mais rasos tendem a reter menos água, o que favorece a ocorrência de diversas espécies aumentando a diversidade filogenética, como observado nas zonas ripárias neste estudo (Parolin & Wittmann, 2010; Piedade et al., 2013).

O enfoque filogenético utilizado aqui permitiu identificar espécies de linhagens dominantes nas terras baixas amazônicas desde o período do Mioceno, incluindo Fabaceae, Lecythydaceae, Bignoniaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae e Burseraceae (Lewis et al., 2005; Hoorn et al., 2010; Lohmann et al., 2013). A presença dominante de Fabaceae e Lecythydaceae em todo o gradiente analisado ressalta suas capacidades à adaptação a diferentes ambientes amazônicos e seu papel fundamental na sustentação dos ecossistemas (Lavin et al., 2004). Outros estudos indicam que as famílias Chrysobalanaceae, Sapotaceae e Bignoniaceae ocorrem em uma ampla diversidade de habitats, incluindo solos variados, como areia branca, e diferentes padrões de inundação (Gentry, 1981; Jaramillo et al., 2010; Lamarre et al., 2012; Bardon et al.,

2013; Lohmann et al., 2013), entretanto, nas florestas ripárias do Rio Falsino, Bignoniaceae ocorreu apenas em florestas de terra firme.

Também foi verificado um elevado número de indivíduos da espécie *Euterpe oleraceae* nas florestas ripárias, condizente com o foi observado por Andel (2003) ao longo de pequenos riachos e regiões pantanosas constantemente inundados por água salobra no escudo das Guianas. Neste estudo, a espécie *Pterocarpus santalinoides* Lear. ex DC. revelou uma distribuição diversificada ao longo do gradiente onde a concentração mais significativa de indivíduos foi observada na zona intermediária e na florestas ripárias. Esses resultados estão alinhados com pesquisas anteriores que indicam uma maior predominância dessa espécie em ambientes florestais como em riachos de baixa ordem em regiões de savanas na África, bem como em áreas de transição, como cerrado-pantanal (Lemmens 1993; Tenkiano & Chauvet 2018; Martins et al.,2020).

Considerando como espécies localmente raras ou com distribuição espacial restrita aquelas que ocorrem na amostragem com apenas um indivíduo (Oliveira et al., 2003), pode-se inferir que neste estudo, 34,4% das espécies possuem distribuição espacial restrita. Estes valores são equivalentes ao encontrado em outros estudos realizados na região amazônica, que apontaram cerca de 40% de espécies localmente restritas em suas amostragens florestais (Prance et al., 1976; Oliveira et al., 2003). Comparando os índices de diversidade filogenética (ses.PD) e endemismo filogenético (PE) verificamos que um maior número de famílias restritas ocorreram nas zonas ripárias, que por sua vez apresentou uma maior diversidade filogenética. Os valores elevados de PE foram atribuídos a presença das famílias restritas Anacardiaceae, Goupiaceae, Nyctaginaceae e Stemonuraceae que foram representadas por uma única espécie nessa floresta. Estes resultados são condizentes com o que foi observado no estudo de Rosauer et al., 2009 que verificaram que o índice de PE mais elevado em suas análises resultava de uma área onde uma única espécie sem parentes próximos havia sido encontrada.

A variação na riqueza de espécies ao longo do gradiente de inundação reflete complexas interações entre níveis de alagamento e as diferentes estratégias de sobrevivência das plantas. O estabelecimento de plantas em áreas úmidas amazônicas com estresse hídrico ou inundação descreve os limites de tolerância das espécies analisadas neste estudo submetidas a tais condições (Parolin 2001, Maurenza et al. 2009). Embora a diminuição da riqueza de espécies em condições hidroedáficas mais estressantes seja consistente com estudos anteriores (Prance 1979, Kubitzki 1989, Irion et al. 1997, Parolin 2009, Piedade et al. 2012, Moulatlet et al. 2014, Taiz et al. 2016), os resultados deste estudo revelam que tanto a riqueza quanto a diversidade

filogenética tendem a diminuir com o aumento da profundidade máxima do lençol freático em rios de água preta na Amazônia Oriental.

A capacidade de dispersão dos indivíduos está intimamente ligada à composição das espécies (Hubbell 2006), com indivíduos próximos tendendo a pertencer a espécies filogeneticamente mais distantes (Webb 2000, Ricklefs 2008). Isso explicaria avariedade de padrões de estruturação filogenética nas comunidades arbóreas ao longo do gradiente de inundação, o que está de acordo com estudos que ressaltam diferentes padrões filogenéticos gerados por gradientes ambientais como variações edáficas (Lehtonen et al. 2015, Muscarella et al. 2020). As métricas *ses.PD* e *ses.MNTD* são sensíveis às relações evolutivas mais recentes, o que indica coexistência de espécies com diversificação recente na terra firme. Por outro lado, a maior diversidade filogenética observada nas florestas alagáveis pode ser explicada ao maior tempo de diversificação dessas áreas que possuem grande parte da formação geológica datando do Pré-cambriano (>1.000 Ma) e do período Paleoproterozóico (2.300-2.050 Ma) (Gómez et al. 2019). Altos valores de *ses.PD* e *ses.MNTD* observados neste estudo, também foram encontrados por Coronado et al., (2015) nos Escudos da Guiana e do Brasil central, indicando que os valores elevados de *ses* são resultantes da história geológica de longo prazo e do acúmulo de diferentes linhagens ao longo de milhões de anos nessas áreas geologicamente mais antigas.

Com exceção de uma parcela nas florestas ripárias, que apresentou uma comunidade mais diversa filogeneticamente e superdispersa, as outras áreas indicaram um padrão filogenético aleatório, sem uma estruturação significativa em relação às relações filogenéticas. Embora a ausência de um padrão agrupado ou disperso seja por vezes vista como falta de estrutura filogenética, Webb et al. (2002) argumentam que um padrão aleatório também constitui uma forma de estruturação das comunidades. Além disso, em escalas espaciais reduzidas, como neste estudo, padrões aleatórios são frequentes devido à influência de processos estocásticos e eventos demográficos locais, que podem ter um impacto mais significativo em comunidades menores ou em áreas geograficamente restritas (Cavender-Bares et al. 2004, 2006, Slingsby e Verboom 2006) sendo observado também em florestas estabelecidas em solos pobres (Oliveira et al. 2014) e em comunidades de árvores e palmeiras na região oeste da Amazônia (Lehtonen et al. 2021). Outros autores analisaram a estrutura filogenética de comunidades de árvores em terra firme e campinaranas e indicaram um padrão de agrupamento filogenético que foi explicado pela filtragem ambiental das condições hidroedáficas em cada área, assim como pela limitação na dispersão de sementes que influenciou nos padrões de distribuição de linhagens (Fine and Kembel 2011, Eiserhardt et al. 2013, Vicentini 2016, Muscarella et al. 2020).

Os padrões filogenéticos observados evidenciam a convergência adaptativa de diferentes linhagens para uso diversificado do espaço, influenciando as comunidades e a coexistência (Oliveira e Mori 1999; Valencia et al. 1994). A aleatoriedade observada na maioria das parcelas pode surgir de neutralidade entre espécies, filtros abióticos e competição (Webb et al. 2002, Kembel e Hubbell 2006). A ocorrência de diferentes linhagens coexistindo ao longo do gradiente reforça a teoria do neutralismo, que sugere que a coexistência é regulada pelo equilíbrio entre imigração e extinção, destacando que interações diretas entre espécies não são tão importantes (Hubbell 2001) quanto fatores ambientais e eventos históricos, que desempenham um papel mais importante na estruturação das comunidades de plantas ao longo do tempo (Vamosi e Vamosi 2011, Wittmann et al. 2013, Dexter et al. 2017). As áreas intermediárias da bacia hidrográfica do Rio Falsino apresentaram o maior número de indivíduos registrados seguidos por uma drástica redução no número de espécies no igapó, sugerindo que há uma filtragem ambiental de espécies coexistentes. Estudos mostram que áreas alagáveis amazônicas favorecem espécies adaptadas a distúrbios frequentes (Wittmann et al. 2004, Wittmann e Parolin 2005), levando à redução de espécies ao longo do gradiente de inundação. O padrão de um maior número de indivíduos observado no trecho médio também corrobora a hipótese do distúrbio intermediário (Connell 1978), que prediz que perturbações moderadas favorecem a coexistência de espécies devido ao trade-off entre tolerância ao distúrbio e habilidade competitiva das espécies. Nesse sentido, supomos que distúrbios causados pela inundação em rios de água preta na Amazônia podem selecionar diferentes linhagens, aumentando a coexistência ou exclusão competitiva, que por sua vez reduz a riqueza de espécies e sua diversidade filogenética conforme a intensidade e duração do alagamento do solo aumenta. De fato, as características e diversidade das florestas alagáveis amazônicas são moldadas por diversos fatores, como gradientes de inundação, propriedades do solo e interações ecológicas, tanto intra como interespecíficas, variando em diferentes regiões geográficas (Prance 1979, Drucker et al. 2008, Wittmann et al. 2010, Moulatlet et al. 2014, Assis et al. 2015). Neste estudo, observamos que a profundidade máxima do lençol freático exerce uma influência significativa nessa diversidade.

Embora algumas espécies possam ter ampla distribuição na Bacia Amazônica, a maioria é geograficamente restrita, o que reforça a complexidade ambiental da região (Pitman et al. 2001, ter Steege et al. 2006, 2013). Kubitzki (1989) investigou a relação entre a flora amazônica e a do planalto das Guianas, destacando diferenças na composição e endemismo das espécies. No presente estudo, o endemismo filogenético, essencial para compreender padrões biogeográficos, revelou valores mais elevados nas florestas ripárias da terra firme, que também

apresentaram a maior diversidade filogenética (ses.PD). Altos valores de ses.PD e PE encontrados na terra firme vão de acordo com a premissa de que a diversidade filogenética é maior em comunidades que são compostas por linhagens evolutivamente distantes (Magurran 2004, Cianciaruso et al. 2009), como as analisadas neste estudo.

Os resultados desse estudo são condizentes com outros estudos que descrevem que em áreas úmidas os padrões de organização das plantas são principalmente influenciados pelo gradiente ambiental e relações evolutivas entre as diferentes linhagens de árvores (Keddy 1992, Kraft and Ackerly 2010, Fine e Kembel 2011, Dexter et al. 2017). A predominância de várias famílias distribuídas na região amazônica desde o passado até os dias atuais reflete os padrões observados neste estudo que, mesmo em uma escala local, identificou diferentes linhagens adaptadas a gradientes distintos de inundação, o que também foi relatado para o gradiente de solo e topografia (Nelson 1992, Quesada et al. 2004). Nossos resultados reforçam a hipótese de Gentry (1982) sobre a especialização de habitat impulsionando a diversificação de grupos de plantas na região amazônica. Esses resultados também se alinham a estudos multidisciplinares que descrevem que a paisagem atual da flora amazônica é resultado de eventos ecológicos, geológicos, climáticos e hidrológicos complexos ao longo de milhões de anos, moldando a evolução de diversas espécies (Haffer 1969, Prance 1985, Kubitzki 1987, Haffer and Prance 2002, Pennington et al. 2004, Gopal 2009, Hoorn et al. 2010, Cracraft et al. 2020).

A presença de famílias com distribuição espacial restrita em áreas específicas, conforme observado nas terras firmes que cobrem aproximadamente 60% da área total da Amazônia e são consideradas áreas de maiores lacunas de conhecimento sobre a biodiversidade (Oliveira and Mori 1999, Tuomisto et al. 2003, Carvalho et al. 2023), ressalta a urgente necessidade de conservar habitats que permitem a colonização de nichos ecológicos específicos. Isso ganha ainda mais importância ao considerar áreas que concentram uma maior diversidade filogenética, como observado neste estudo. Paralelamente, a representação limitada de famílias no ambiente de igapó, que compreende menos de 10% da região amazônica, realça a relevância da preservação desses habitats únicos, onde praticamente inexistem estudos de diversidade e estrutura filogenética de comunidades vegetais, e onde as pressões antrópicas e climáticas são de grande magnitude (Schöngart et al. 2021). As conclusões deste estudo reforçam a importância crítica da conservação e pesquisa em ecossistemas terrestres e de áreas úmidas da Amazônia, uma vez que essas áreas abrigam uma riqueza inestimável de biodiversidade e desempenham um papel fundamental na manutenção do equilíbrio ecológico local, regional e global.

Agradecimentos

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela oferta da bolsa de mestrado. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico Desenvolvimento pelo financiamento no âmbito do projeto Rede Ripária (CNPq Processos: 441462/2017-0, 441498/2017-5) uma parceria entre o Grupo MAUA (Ecologia, monitoramento e uso sustentável de zonas úmidas) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e do Instituto Max-Planck de Biogeoquímica em Jena, Alemanha (Projeto INPA/Max-Planck); ao INCT ADAPTA (CNPq/FAPEAM); à Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA) e à Universidade Federal do Amapá (UNIFAP). Ao seu José Ferreira Ramos pela ajuda na identificação das plantas em campo e no herbário.

Referências bibliográficas

- Antonelli, A.; Sanmartín, I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *TAXON* 60: 403–414.
- Assis, R.L.; Haugaasen, T.; Schöngart, J.; Montero, J.C.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F. 2015. Patterns of tree diversity and composition in Amazonian floodplain paleo-várzea forest. *Journal of Vegetation Science* 26: 312–322.
- Ayres, J.M.C. 1986. *Uakaris and Amazonian flooded forest*. Tese (Doutorado), University of Cambridge, Cambridge, 380p.
- Cadotte, M.W.; Cardinale, B.J.; Oakley, T.H. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 17012–17017.
- Cadotte, M.W.; Jonathan Davies, T.; Regetz, J.; Kembel, S.W.; Cleland, E.; Oakley, T.H. 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters* 13: 96–105.
- Carvalho, R.L.; Resende, A.F.; Barlow, J.; França, F.M.; Moura, M.R.; Maciel, R.; et al. 2023. Pervasive gaps in Amazonian ecological research. *Current Biology* 33: 3495–3504.e4.
- Cavender-Bares, J.; Keen, A.; Miles, B. 2006. Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87: 109–122.
- Cavender-Bares, J.; Ackerly, D.D.; Baum, D.A.; Bazzaz, F.A. 2004. Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *The American Naturalist* 163: 823–843.
- Cianciaruso, M.V.; Batalha, M.A.; Gaston, K.J.; Petchey, O.L. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90: 81–89.

- Coronado, E.N.H.; Dexter, K.G.; Pennington, R.T.; Chave, J.; Lewis, S.L.; Alexiades, M.N.; et al. 2015. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity and Distributions* 21: 1295–1307.
- Cracraft, J.; Ribas, C.C.; d’Horta, F.M.; Bates, J.; Almeida, R.P.; Aleixo, A.; et al. 2020. The Origin and Evolution of Amazonian Species Diversity. In: Rull, V.; Carnaval, A.C. (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*, Springer International Publishing, Cham, p.225–244.
- Dexter, K.G.; Lavin, M.; Torke, B.M.; Twyford, A.D.; Kursar, T.A.; Coley, P.D.; et al. 2017. Dispersal assembly of rain forest tree communities across the Amazon basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 2645–2650.
- Dirzo, R.; Raven, P.H. 2003. Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137–167.
- Drucker, D.P.; Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E. 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology* 24: 65–74.
- Eiserhardt, W.L.; Svenning, J.-C.; Borchsenius, F.; Kristiansen, T.; Balslev, H. 2013. Separating environmental and geographical determinants of phylogenetic community structure in Amazonian palms (Arecaceae): Palm community phylogenetic structure. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 244–259.
- Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1–10.
- Faith, D.P.; Reid, C.A.M.; Hunter, J. 2004. Integrating Phylogenetic Diversity, Complementarity, and Endemism for Conservation Assessment. *Conservation Biology* 18: 255–261.
- Ferreira, C.D.S.; Piedade, M.T.F.; Bonates, L.C. 2006. Germinação de sementes e sobrevivência de plântulas de *Himatanthus sukuuba* (Spruce) Wood. em resposta ao alagamento, nas várzeas da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 36: 413–418.
- Ferreira, L.V.; Almeida, S.S. de; Parolin, P. 2010. Amazonian white-and blackwater floodplain forests in Brazil: large differences on a small scale. *Ecotropica* 16: 31–41.
- Ferreira, L.V.; Almeida, S.S.; Amaral, D.D.; Parolin, P. 2005. Riqueza e composição de espécies da floresta de igapó e várzea da Estação Científica Ferreira Penna: Subsídios para o plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã. *Pesquisas, Botânica* 56: 103–116.
- Ferrier, S.; Pressey, R.L.; Barrett, T.W. 2000. A new predictor of the irreplaceability of areas for achieving a conservation goal, its application to real-world planning, and a research agenda for further refinement. *Biological Conservation* 93: 303–325.
- Fine, P.V.A.; Kembel, S.W. 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography* 34: 552–565.
- Fittkau, E.J. 1971. Distribution and ecology of amazonian chironomids (Diptera). *The Canadian Entomologist* 103: 407–413.
- Forest, F.; Grenyer, R.; Rouget, M.; Davies, T.J.; Cowling, R.M.; Faith, D.P.; et al. 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* 445: 757–760.

- Fukami, T.; Martijn Bezemer, T.; Mortimer, S.R.; Van Der Putten, W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* 8: 1283–1290.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. In: Hecht, M.K.; Wallace, B.; Prance, G.T. (Eds.), *Evolutionary Biology*, Springer US, Boston, MA, p.1–84.
- Gerhold, P.; Carlucci, M.B.; Procheş, Ş.; Prinzing, A. 2018. The deep past controls the phylogenetic structure of present, local communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49: 477–497.
- Gómez, J.; Schobbenhaus, C.; Montes, N.E. 2019. *Geological Map Of South America At a Scale of 1: 5M*. Commission for the Geological Map of the World (CGMW), Colombian Geological Survey, and Geological Survey of Brazil. Paris.
- Gopal, B. 2009. Biodiversity in Wetlands. In: Maltby, E.; Barker, T. (Eds.), *The Wetlands Handbook*, 1st ed. Wiley, p.65–95.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds: Most species probably originated in forest refuges during dry climatic periods. *Science* 165: 131–137.
- Haffer, J.; Prance, G.T. 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados* 16: 175–206.
- Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; ter Steege, H.; Bermudez, M.A.; Mora, A.; Sevink, J.; et al. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Hoorn, C.; Bogotá-A, G.R.; Romero-Baez, M.; Lammertsma, E.I.; Flantua, S.G.A.; Dantas, E.L.; et al. 2017. The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Global and Planetary Change* 153: 51–65.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. In: *Monographs in Population Biology*. Nachdr. ed. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, 375p.
- Hubbell, S.P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87: 1387–1398.
- ICMBIO. 2014. *Plano de Manejo da Floresta Nacional do Amapá, Volume I - Diagnóstico*. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Macapá.
- ICMBIO. 2016. *Plano de Manejo da Floresta Nacional do Amapá, Volume II - Planejamento*. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Macapá, 0p.
- Irion, G.; Junk, W.J.; de Mello, J.A.S.N. 1997. The Large Central Amazonian River Floodplains Near Manaus: Geological, Climatological, Hydrological and Geomorphological Aspects. In: p.23–46.
- Jin, Y.; Qian, H. 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography* 42: 1353–1359.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: Junk, W.J. (Ed.), *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*, Springer, Berlin, p.147–185.

- Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse in river-floodplain systems. In: Dodge, D.P. (Ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium*, Vol. 106, Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci, p.110–127.
- Junk, W.J.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Piedade, M.T.F. 2015. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management* 23: 677–693.
- 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.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kembel, S.W.; Hubbell, S.P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* 87: 86–99.
- Kembel, S.W.; Cowan, P.D.; Helmus, M.R.; Cornwell, W.K.; Morlon, H.; Ackerly, D.D.; et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463–1464.
- Kozlowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology* 17: 490–490.
- Kraft, N.J.B.; Ackerly, D.D. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian Forest. *Ecological Monographs* 80: 401–422.
- Kubitzki, K. 1987. Phenylpropanoid Metabolism in Relation to Land Plant Origin and Diversification. *Journal of Plant Physiology* 131: 17–24.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* 162: 285–304.
- Lehtonen, S.; Jones, M.M.; Zuquim, G.; Prado, J.; Tuomisto, H. 2015. Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility: Phylogenetic structure of Neotropical fern communities. *Global Ecology and Biogeography* 24: 695–705.
- Lehtonen, S.; Muscarella, R.; Moulatlet, G.; Balslev, H.; Tuomisto, H. 2021. Edaphic heterogeneity and the evolutionary trajectory of Amazonian plant communities. *Ecology and Evolution* 11: 17672–17685.
- Lobo, G. de S.; Wittmann, F.; Piedade, M.T.F. 2019. Response of black-water floodplain (igapó) forests to flood pulse regulation in a dammed Amazonian River. *Forest Ecology and Management* 434: 110–118.
- Lobo, P.C.; Joly, C.A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. *Revista Brasileira de Botânica* 18: 177–183.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Pub, Malden, Ma, 256p.
- Maurenza, D.; Marengo, R.A.; Piedade, M.T.F. 2009. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 39: 519–526.
- Miller, E.T.; Farine, D.R.; Trisos, C.H. 2017. Phylogenetic community structure metrics and null models: a review with new methods and software. *Ecography* 40: 461–477.

- Moulatlet, G.M.; Costa, F.R.C.; Rennó, C.D.; Emilio, T.; Schietti, J. 2014. Local Hydrological Conditions Explain Floristic Composition in Lowland Amazonian Forests. *Biotropica* 46: 395–403.
- Muscarella, R.; Emilio, T.; Phillips, O.L.; Lewis, S.L.; Slik, F.; Baker, W.J.; et al. 2020. The global abundance of tree palms. *Global Ecology and Biogeography* 29: 1495–1514.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Da Fonseca, G.A.B.; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Nelson, B.W. 1992. Diversidade florística de ecossistemas amazônicos. *Revista do Instituto Florestal* 4: 111–118.
- Oliveira, A.A. de; Mori, S.A. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8: 1219–1244.
- Oliveira, A.A. de; Vicentini, A.; Chave, J.; Castanho, C.D.T.; Davies, S.J.; Martini, A.M.Z.; et al. 2014. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology* 7: 134–144.
- Owen, N.R.; Gumbs, R.; Gray, C.L.; Faith, D.P. 2019. Global conservation of phylogenetic diversity captures more than just functional diversity. *Nature Communications* 10: 859.
- Parolin, P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128: 326–335.
- Parolin, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 103: 359–376.
- Parolin, P.; Wittmann, F. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB PLANTS* 2010.
- Pausas, J.G.; Verdú, M. 2010. The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience* 60: 614–625.
- Pennington, D.W.; Potting, J.; Finnveden, G.; Lindeijer, E.; Jolliet, O.; Rydberg, T.; et al. 2004. Life cycle assessment Part 2: Current impact assessment practice. *Environment International* 30: 721–739.
- Piedade, M.T. F.; Wittmann, F.; Parolin, P.; Junk, W.J. 2012. Impactos ecológicos da inundação e seca na vegetação das áreas alagáveis amazônicas. *Eventos climáticos extremos na Amazônia: causas e conseqüências*: 405–457.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.; D'Ângelo, S.A.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Barbosa, K.M.D.N.; et al. 2010. Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 165–178.
- Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.W.; Silman, M.R.; Núñez V, P.; Neill, D.A.; Cerón, C.E.; et al. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper amazonian terra firme forests. *Ecology* 82: 2101–2117.
- Prance, G. 1985. In: Prance, G.T.; Lovejoy, T.E. (Eds.), *Amazonia*, 1st ed. Pergamon Press, Oxford [Oxfordshire]; New York, p.442.
- Prance, G.T. 1979. Notes on the Vegetation of Amazonia III. The Terminology of Amazonian Forest Types Subject to Inundation. *Brittonia* 31: 26.
- Prance, G.T. 1980. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundação. *Acta Amazonica* 10: 499–504.

- Pressey, R.L.; Johnson, I.R.; Wilson, P.D. 1994. Shades of irreplaceability: towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodiversity and Conservation* 3: 242–262.
- Quesada, C.A.; Miranda, A.C.; Hodnett, M.G.; Santos, A.J.B.; Miranda, H.S.; Breyer, L.M. 2004. Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (Campo Sujo) in Central Brazil. *Ecological Applications* 14: 33–41.
- R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Relyea, R.; Ricklefs, R. 2021. *A Economia Da Natureza*. 8th ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 836p.
- Ricklefs, R.E. 2008. Disintegration of the Ecological Community: American Society of Naturalists Sewall Wright Award Winner Address. *The American Naturalist* 172: 741–750.
- Ricotta, C. 2005. Through the Jungle of Biological Diversity. *Acta Biotheoretica* 53: 29–38.
- Rocha, M. da; Assis, R.L.; Piedade, M.T.F.; Feitosa, Y.O.; Householder, J.E.; Lobo, G.D.S.; et al. 2019. Thirty years after Balbina Dam: Diversity and floristic composition of the downstream floodplain forest, Central Amazon, Brazil. *Ecohydrology* 12: e2144.
- Rosauer, D.; Laffan, S.W.; Crisp, M.D.; Donnellan, S.C.; Cook, L.G. 2009. Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology* 18: 4061–4072.
- Sandel, B. 2018. Richness-dependence of phylogenetic diversity indices. *Ecography* 41: 837–844.
- Santos, E.S. dos; Pinheiro Lopes, P.P.; da Silva Pereira, H.H.; de Oliveira Nascimento, O.; Rennie, C.D.; da Silveira Lobo O’Reilly Sternberg, L.; et al. 2018. The impact of channel capture on estuarine hydro-morphodynamics and water quality in the Amazon delta. *Science of The Total Environment* 624: 887–899.
- Schöngart, J.; Wittmann, F.; Faria De Resende, A.; Assahira, C.; De Sousa Lobo, G.; Rocha Duarte Neves, J.; et al. 2021. The shadow of the Balbina dam: A synthesis of over 35 years of downstream impacts on floodplain forests in Central Amazonia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31: 1117–1135.
- Slingsby, J.A.; Verboom, G.A. 2006. Phylogenetic Relatedness Limits Co-occurrence at Fine Spatial Scales: Evidence from the Schoenoid Sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *The American Naturalist* 168: 14–27.
- Smith, S.A.; Brown, J.W. 2018. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany* 105: 302–314.
- ter Steege, H.; Pitman, N.C.A.; Phillips, O.L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; et al. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444–447.
- ter Steege, H.; Pitman, N.C.A.; Sabatier, D.; Baraloto, C.; Salomão, R.P.; Guevara, J.E.; et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342: 1243092.
- Stropp, J.; Sleen, P.V.D.; Assunção, P.A.; Silva, A.L.D.; Steege, H.T. 2011. Tree communities of white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro. *Acta Amazonica* 41: 521–544.
- Taiz, L.; Zeiger, E.; Møller, I.M.; Murphy, A. 2016. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 6th ed. Artmed, .

- Tucker, C.M.; Cadotte, M.W. 2013. Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions* 19: 845–854.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Aguilar, M.; Sarmiento, A. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91: 743–756.
- Vamosi, J.C.; Vamosi, S.M. 2011. Factors influencing diversification in angiosperms: At the crossroads of intrinsic and extrinsic traits. *American Journal of Botany* 98: 460–471.
- Vane-Wright, R.I.; Humphries, C.J.; Williams, P.H. 1991. What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235–254.
- Vicentini, A. 2016. The Evolutionary History of *Pagamea* (Rubiaceae), a White-sand Specialist Lineage in Tropical South America. *Biotropica* 48: 58–69.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist* 156: 145–155.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A.; Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.
- Wittmann, F.; Parolin, P. 1999. Phenology of six tree species from central amazonian várzea. *Ecotropica* 5: 51–57.
- Wittmann, F.; Parolin, P. 2005. Aboveground Roots in Amazonian Floodplain Trees 1. *Biotropica* 37: 609–619.
- 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. *Forest Ecology and Management* 196: 199–212.
- Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W.J. 2010. Phylogeography, Species Diversity, Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests*, Vol. 210, Springer Netherlands, Dordrecht, p.61–102.
- Wittmann, F.; Householder, E.; Piedade, M.T.F.; De Assis, R.L.; Schöngart, J.; Parolin, P.; et al. 2013. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography* 36: 690–707.

Síntese

A diversidade e organização filogenética das comunidades vegetais nos rios de água preta na Amazônia são influenciadas pelas variações nas condições hidrológicas. Na região central da Amazônia, representada no capítulo 1 pelo rio Abacate, observamos que essas florestas apresentam um maior número de indivíduos, mas exibem uma menor riqueza de espécies e diversidade filogenética, com padrões de agrupamento filogenético e aleatórios. Tais observações podem ser atribuídas à história geológica mais recente dessa área (Paleógeno, 66 a 23 Ma), em relação à área do rio Falsino, limitando a disponibilidade de nutrientes no solo e favorecendo espécies semelhantes e adaptadas a ambientes menos alagados (Fearnside 2015, Gómez et al. 2019), pois a amplitude foi menor no rio Abacate do que no rio Falsino.

Por outro lado, na Amazônia oriental, representada no capítulo 2 pelo rio Falsino, as florestas de água preta demonstram uma diversidade filogenética mais elevada e uma maior riqueza de espécies, além de comunidades estruturadas em um padrão superdisperso e aleatório. Estes resultados podem ter relação com às formações geológicas mais antigas dessa área mais oriental da bacia amazônica, cujas formações remontam ao período Pré-cambriano (>1.000 Ma), em especial o período Paleoproterozóico (2.300-2.050 Ma), que criaram um contexto ecológico que propiciou interações ao longo de milhões de anos (Gómez et al. 2019). Isso permitiu a evolução de espécies mais diversas filogeneticamente e especializadas ao longo do tempo. Essas observações confirmam a influência fundamental da história geológica e das características geomorfológicas nas comunidades vegetais ao longo dos gradientes de inundação na Amazônia.

Utilizando dados de inventários florestais, Gentry (1988a, 1988b) descreveu um gradiente de diversidade de árvores que aumenta do leste para o oeste na Amazônia, e neste estudo confirmamos essas observações em um contexto filogenético relacionado a hidrologia, onde as florestas estabelecidas na região leste são mais diversas filogeneticamente. Assim, ressaltamos que a história geológica e as características geomorfológicas não apenas influenciam as condições presentes nas florestas de água preta, mas também desempenham um papel crucial na trajetória evolutiva das plantas que as habitam. Essa influência se estende às características do solo, à hidrologia e, como consequência, à composição das comunidades vegetais ao longo dos gradientes de inundação.

Material suplementar (Capítulo 1)

Tabela 1. Listagem taxonômica referente ao número de indivíduos das espécies arbóreas que foram inventariadas no rio Abacate, ao longo do gradiente de inundação.

Família/ Espécie	Trecho			Número de indivíduos
	alto	médio	baixo	
Annonaceae				
<i>Annona cuspidata</i> (Mart.) H.Rainer		2		2
<i>Guatteria duckeana</i> R.E.Fr.		7	5	12
<i>Guatteria guianensis</i> (Aubl.) R.E.Fr.		19	20	39
<i>Guatteria</i> sp.	2	9		11
<i>Micropholis egensis</i>		1		1
<i>Pseudoxandra lucida</i> R.E.Fr.		1		1
<i>Unonopsis guatterioides</i> (A.DC.) R.E.Fr.			4	4
<i>Xylopia spruceana</i> Benth. ex Spruce	7			7
Apocynaceae				
<i>Aspidosperma excelsum</i> Benth.		1	26	27
<i>Himatanthus attenuatus</i> (Benth.) Woodson	11	3		14
<i>Lacmellea aculeata</i> (Ducke) Monach.		1		1
<i>Lacmellea arborescens</i> (Mull.Arg.) Markgr.	1			1
<i>Malouetia tamaquarina</i> (Aubl.) A.DC.	18	134	32	184
Areaceae				
<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	4			4
<i>Mauritiella armata</i> (Mart.) Burret	14			14
Bignoniaceae				
<i>Handroanthus barbatus</i> (E.Mey.) Mattos		6		6
Burseraceae				
<i>Protium guianense</i> (Aubl.) Marchand			1	1
<i>Protium opacum</i> Swart	1			1
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	17		2	19
Calophyllaceae				
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	4	6	6	16
<i>Caraipa richardiana</i> Cambess.		17	15	32
<i>Caraipa</i> sp.	19			19
Caryocaraceae				
<i>Caryocar microcarpum</i> Ducke		24	1	25
Chrysobalanaceae				
<i>Gaulettia parillo</i> (DC.) Sothers & Prance			3	3
<i>Hymenopus heteromorphus</i> (Benth.) Sothers & Prance	3			3
<i>Hymenopus macrophyllus</i> (Benth.) Sothers & Prance			2	2
<i>Leptobalanus apetalus</i> (E.Mey.) Sothers & Prance	5	5	7	17
<i>Leptobalanus latus</i> (J.F.Macbr.) Sothers & Prance	1			1
<i>Leptobalanus longistylus</i> (Hook.f.) Sothers & Prance			16	16
<i>Licania micrantha</i> Miq.	6	19		25
<i>Licania pallida</i> (Hook.f.) Spruce ex Sagot			5	5
<i>Licania</i> sp.	12	5		17

Clusiaceae

<i>Clusia candelabrum</i> Planch. & Triana	1			1
<i>Tovomita</i> sp.	16			16
<i>Tovomita spruceana</i> Planch. & Triana	3	8		11

Combretaceae

<i>Buchenavia</i> sp.	3	4	1	8
-----------------------	---	---	---	---

Ebenaceae

<i>Diospyros guianensis</i> (Aubl.) Gurke		23		23
<i>Diospyros longifolia</i> (Spruce ex Engl.) Sleumer & F.White		11		11
<i>Diospyros</i> sp.		7		7

Elaeocarpaceae

<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	8		2	10
<i>Sloanea porphyrocarpa</i> Ducke	2	1		3

Euphorbiaceae

<i>Amanoa oblongifolia</i>		1		1
<i>Hevea benthamiana</i> Mull.Arg.			8	8
<i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. ex A.Juss.) Mull.Arg.	9		14	23
<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	1			1
<i>Hevea spruceana</i> (Benth.) Mull.Arg.	16	73		89
<i>Mabea nitida</i> Spruce ex Benth.		1		1
<i>Micrandra rossiana</i> R.E.Schult.	5			5

Fabaceae

<i>Abarema</i> sp.	1			1
<i>Aldina latifolia</i> Spruce ex Benth.	4			4
<i>Andira micrantha</i> Ducke	2			2
<i>Andira</i> sp.	4			4
<i>Andira unifoliolata</i> Ducke	1			1
<i>Campsandra comosa</i> Benth.	1	7	11	19
<i>Chamaecrista</i> sp.	1			1
<i>Crudia amazonica</i> Spruce ex Benth.	6	2	9	17
<i>Dalbergia</i> sp.		1		1
<i>Dicorynia paraensis</i> Benth.			1	1
<i>Dicorynia</i> sp.	6		1	7
<i>Diploptropis martiusii</i> Benth.		1	7	8
<i>Eperua glabriflora</i> (Ducke) R.S.Cowan	1			1
<i>Eperua schomburgkiana</i> Benth.	5			5
<i>Hydrochorea corymbosa</i> (Rich.) Barneby & J.W.Grimes		1		1
<i>Hydrochorea marginata</i> (Spruce ex Benth.) Barneby & J.W.Grimes	1	15	3	19
<i>Hymenolobium heterocarpum</i> Ducke	3			3
<i>Leptolobium nitens</i> Vogel	4	1	2	7
<i>Machaerium froesii</i> Rudd	1			1
<i>Macrolobium acaciifolium</i> (Benth.) Benth.		8	13	21
<i>Macrolobium angustifolium</i> (Benth.) R.S.Cowan		19	6	25
<i>Macrolobium bifulium</i> (Aubl.) Pers.	10	156	1	167
<i>Macrolobium limbatum</i> Spruce ex Benth.	2			2
<i>Macrolobium multijugum</i> (DC.) Benth.	13	9		22
<i>Ormosia</i> sp.	1			1
<i>Parkia discolor</i> Spruce ex Benth.			4	4

<i>Parkia</i> sp.	1			1
<i>Peltogyne venosa</i> (Vahl) Benth.			9	9
<i>Pterocarpus santalinoides</i> L'Her. ex DC.		6		6
<i>Swartzia aciphylla</i>	1			1
<i>Swartzia acuminata</i> Willd. ex Vogel	1			1
<i>Swartzia ingifolia</i> Ducke	1	1		2
<i>Swartzia laevicarpa</i> Amshoff	2	2	8	12
<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	5		13	18
<i>Swartzia</i> sp.	4	2		6
<i>Tachigali glauca</i> Tul.	2	10		12
<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	1		2	3
<i>Taralea oppositifolia</i> Aubl.	2			2
<i>Vatairea guianensis</i> Aubl.		2	1	3
<i>Zygia cataractae</i> (Kunth) L.Rico		4	17	21
<i>Zygia inaequalis</i> (Willd.) Pittier	1	3		4
Humiriaceae				
<i>Humirastrum cuspidatum</i> (Benth.) Cuatrec.	2			2
<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	36	7	16	59
<i>Schistostemon macrophyllum</i> (Benth.) Cuatrec.		1		1
Lauraceae				
<i>Aniba guianensis</i> Aubl.	5			5
<i>Endlicheria macrophylla</i> (Meisn.) Mez			2	2
<i>Licaria crassifolia</i> (Poir.) P.L.R.Moraes	1		2	3
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	10	1	14	25
<i>Ocotea cymbarum</i> Kunth			3	3
Lecythidaceae				
<i>Allantoma decandra</i> (Ducke) S.A.Mori Ya Y.Huang & Prance	8			8
<i>Allantoma lineata</i> (Mart. ex O.Berg) Miers			4	4
<i>Couratari tenuicarpa</i> A.C.Sm.	72	390	35	497
<i>Eschweilera albiflora</i> Miers	1	38	74	113
<i>Eschweilera amazonica</i> R.Knuth	2	11		13
<i>Eschweilera parvifolia</i> Mart. ex DC.			10	10
<i>Eschweilera</i> sp.	2	32	2	36
<i>Eschweilera tenuifolia</i> (O.Berg) Miers	39	53	516	608
<i>Eschweilera truncata</i> A.C.Sm.		4	1	5
<i>Lecythis gracileana</i> S.A.Mori		2		2
<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	1		1	2
Malpighiaceae				
<i>Burdachia</i> sp.		4	2	6
<i>Burdachia sphaerocarpa</i> A.Juss.	7		5	12
Malvaceae				
<i>Catostemma sclerophyllum</i> Ducke	7	327	1	335
<i>Luehea speciosa</i> Willd.			38	38
<i>Mollia ulei</i> Burret	36	67		103
<i>Pachira coriacea</i> (Mart.) W.S.Alverson	2			2
<i>Scleronema micranthum</i> (Ducke) Ducke	1			1
<i>Theobroma sylvestre</i> Mart.	1			1
Melastomataceae				

<i>Henriettea spruceana</i> Cogn.	2	1		3
<i>Mouriri brevipes</i> Gardner	1		9	10
<i>Mouriri grandiflora</i> DC.			1	1
Meliaceae				
<i>Trichilia cipo</i> (A.Juss.) C.DC.		1		1
Moraceae				
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber		3	4	7
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	2			2
<i>Brosimum utile</i> (Kunth) Oken	3			3
<i>Maquira coriacea</i> (H.Karst.) C.C.Berg	1	17		18
Myristicaceae				
<i>Iryanthera juruensis</i> Warb.	1			1
<i>Iryanthera laevis</i> Markgr.	4			4
<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.		1		1
<i>Virola sebifera</i> Aubl.		1		1
Myrtaceae				
<i>Blepharocalyx eggersii</i> (Kiaersk.) Landrum	1	54	1	56
<i>Eugenia caducibracteata</i> Mazine			1	1
<i>Eugenia lambertiana</i> DC.			23	23
<i>Myrcia magnoliifolia</i> DC.		1		1
<i>Myrcia neoforsteri</i> A.R.Lourenco & E.Lucas	85	51		136
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.			1	1
<i>Myrcia uaupensis</i> (O.Berg) Gaem & E.Lucas		2		2
Ochnaceae				
<i>Elvasia calophyllea</i> DC.	26	11	133	170
<i>Ouratea</i> sp.		1		1
Olacaceae				
<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.			3	3
Pentaphragmaceae				
<i>Ternstroemia dentata</i> (Aubl.) Sw.	1			1
<i>Ternstroemia urophora</i> Kobuski			1	1
Phyllanthaceae				
<i>Amanoa guianensis</i> Aubl.	29			29
<i>Amanoa oblongifolia</i> Mull.Arg.		269	12	281
<i>Richeria</i> sp.	7			7
Primulaceae				
<i>Cybianthus guyanensis</i> (A.DC.) Miq.	1	1		2
Proteaceae				
<i>Panopsis rubescens</i> (Pohl) Rusby	3	2	12	17
Rubiaceae				
<i>Genipa americana</i> L.		38		38
Salicaceae				
<i>Casearia combaymensis</i> Tul.		1		1
<i>Laetia corymbulosa</i> Spruce ex Benth.	2	17	23	42
<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	1			1
<i>Laetia</i> sp.		1		1
<i>Laetia suaveolens</i> (Poepp.) Benth.		3		3
Sapindaceae				

<i>Talisia ghilleana</i> Acev.-Rodr.			1	1
Sapotaceae				
<i>Chrysophyllum prieurii</i> A.DC.	1			1
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	1			1
<i>Elaeoluma schomburgkiana</i> (Miq.) Baill.	19	1	27	47
<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A.Chev.	4	25	23	52
<i>Micropholis egensis</i> (A.DC.) Pierre		1		1
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre		33		33
<i>Micropholis melinoniana</i> Pierre			6	6
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	31	3	1	35
<i>Pouteria elegans</i> (A.DC.) Baehni	16	4		20
<i>Pouteria engleri</i> Eyma		1		1
<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	4			4
<i>Pouteria pachyphylla</i> T.D.Penn.			50	50
Vochysiaceae				
<i>Erisma calcaratum</i> Warm.	17	141	8	166
<i>Erisma</i> sp.	3			3
<i>Ruizterania retusa</i> (Spruce ex Warm.) Marc.-Berti	1			1
Total Geral	777	2261	1344	4382

Material suplementar – Capítulo 2

Tabela 1. Listagem taxonômica referente ao número de indivíduos das espécies arbóreas que foram inventariadas no rio Falsino, ao longo do gradiente de inundação.

Família/Espécie	Trecho			Número de indivíduos
	Alto	Médio	Baixo	
Anacardiaceae				
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	4			4
Annonaceae				
<i>Unonopsis guatterioides</i> (A.DC.) R.E.Fr.		7	8	15
<i>Xylopia</i> sp.	4	3	8	15
Apocynaceae				
<i>Couma guianensis</i> Aubl.	1			1
<i>Lacmellea</i> sp.		1		1
<i>Tabernaemontana markgrafiana</i> J.F.Macbr.			2	2
<i>Tabernaemontana</i> sp.		3	23	26
Areaceae				
<i>Euterpe oleracea</i> Mart.	144			144
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	1			1
<i>Socratea</i> sp.	1			1
Bignoniaceae				
<i>Tabebuia fluviatilis</i> (Aubl.) DC.	13			13
<i>Tabebuia</i> sp.	1			1
Burseraceae				
<i>Protium apiculatum</i> Swart	18			18
<i>Protium gallosum</i> Daly	1			1
<i>Protium nitidifolium</i> (Cuatrec.) Daly	1			1
<i>Protium opacum</i> Swart	1		3	4
<i>Protium</i> sp.	2			2
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	9			9
Calophyllaceae				
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.		3	2	5
<i>Caraipa densifolia</i> Mart.	1	23	20	44
<i>Caraipa grandifolia</i> Mart.		2	6	8
<i>Caraipa rodriguesii</i> Paula	26			26
<i>Caraipa densifolia</i> Mart.			1	1
Caryocaraceae				
<i>Caryocar microcarpum</i> Ducke		19	6	25
Celastraceae				
<i>Monteverdia guyanensis</i> (Klotzsch ex Reissek) Biral		4	16	20
Chrysobalanaceae				
<i>Couepia guianensis</i> Aubl.		2		2
<i>Gaulettia elata</i> (Ducke) Sothers & Prance		17	23	40
<i>Hirtella glandistipula</i> Ducke	1			1

<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	3		1	4
<i>Hymenopus heteromorphus</i> (Benth.) Sothers & Prance	8	2		10
<i>Hymenopus intrapetiolaris</i> (Spreng. ex Hook.f.) Sothers & Prance	2			2
<i>Hymenopus macrophyllus</i> (Benth.) Sothers & Prance		51	24	75
<i>Leptobalanus apetalus</i> (E.Mey.) Sothers & Prance	1	31	29	61
<i>Leptobalanus longistylus</i> (Hook.f.) Sothers & Prance			1	1
<i>Leptobalanus sprucei</i> (Hook.f.) Sothers & Prance	1	38	27	66
<i>Licania micrantha</i> Miq.	43	34	23	100
<i>Licania sprucei</i> (Hook.f.) Fritsch			1	1
<i>Parinari</i> sp.		1		1
Clusiaceae				
<i>Garcinia macrophylla</i> Mart.	1			1
<i>Garcinia madruno</i> (Kunth) Hammel	1	8	4	13
<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	5			5
<i>Tovomita gracilipes</i> Planch. & Triana	1			1
<i>Tovomita</i> sp.	4			4
<i>Tovomita umbellata</i> Benth.	8			8
Combretaceae				
<i>Buchenavia guianensis</i> (Aubl.) Alwan & Stace	3			3
<i>Buchenavia reticulata</i> Eichler		4	6	10
<i>Buchenavia</i> sp.			1	1
<i>Buchenavia tomentosa</i> Eichler	2	1		3
<i>Buchenavia viridiflora</i> Ducke	1			1
Ebenaceae				
<i>Diospyros cavalcantei</i> Sothers	7	2		9
<i>Diospyros guianensis</i> (Aubl.) Gurke		40		40
<i>Diospyros longifolia</i> (Spruce ex Engl.) Sleumer & F.White			2	2
Elaeocarpaceae				
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	1		1	2
Euphorbiaceae				
<i>Conceveiba guianensis</i> Aubl.	7			7
<i>Glycydendron amazonicum</i> Ducke	2			2
<i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. ex A.Juss.) Mull.Arg.	1			1
<i>Hevea guianensis</i> Aubl.			1	1
<i>Micrandra</i> sp.	1			1
<i>Nealchornea yapurensis</i> Huber	31			31
<i>Sapium</i> sp.	1			1
Fabaceae				
<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton & Killip			1	1
<i>Alexa grandiflora</i> Ducke		1		1
<i>Andira micrantha</i> Ducke	4	1		5
<i>Chamaecrista adiantifolia</i> (Spruce ex Benth.) H.S.Irwin & Barneby	5			5
<i>Chamaecrista negrensis</i> (H.S.Irwin) H.S.Irwin & Barneby	5	1		6
<i>Crudia amazonica</i> Spruce ex Benth.	1	3	11	15
<i>Crudia oblonga</i> Benth.			1	1
<i>Cynometra marginata</i> Benth.		7		7
<i>Cynometra</i> sp.		17		17

<i>Cynometra hostmanniana</i> Tul.	1	10	67	78
<i>Diploptropis</i> sp.			1	1
<i>Dipteryx polyphylla</i> Huber		9	4	13
<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	1	7	6	14
<i>Eperua schomburgkiana</i> Benth.	4			4
<i>Eperua falcata</i> Aubl.	7			7
<i>Hydrochorea corymbosa</i> (Rich.) Barneby & J.W.Grimes			2	2
<i>Hydrochorea</i> sp.		9		9
<i>Hymenolobium modestum</i> Ducke		1		1
<i>Hymenolobium sericeum</i> Ducke		3		3
<i>Inga bollandii</i> Sprague & Sandwith			1	1
<i>Inga lomatoxylla</i> (Benth.) Pittier	1			1
<i>Inga splendens</i> Willd.			1	1
<i>Inga stipularis</i> DC.			5	5
<i>Inga heterophylla</i> Willd.	19			19
<i>Inga melinonis</i> Sagot	3	2	1	6
<i>Inga thibaudiana</i> DC.		10		10
<i>Leptolobium nitens</i> Vogel		15	13	28
<i>Limadendron hostmannii</i> (Benth.) Meireles & A.M.G.Azevedo	1			1
<i>Machaerium</i> sp.	1		1	2
<i>Macrolobium acaciifolium</i> (Benth.) Benth.		1		1
<i>Macrolobium bifolium</i> (Aubl.) Pers.	47	31	34	112
<i>Macrolobium campestre</i> Huber	19	1		20
<i>Macrolobium suaveolens</i> Spruce ex Benth.			1	1
<i>Ormosia coutinhoi</i> Ducke	12			12
<i>Ormosia</i> sp.	1	4	2	7
<i>Paloue brasiliensis</i> Ducke	11		1	12
<i>Paramachaerium ormosioides</i> (Ducke) Ducke		1		1
<i>Peltogyne</i> sp.	3			3
<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze		1	24	25
<i>Poecilanthe</i> sp.	2			2
<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i> (Miq.) J.W.Grimes	1			1
<i>Pterocarpus amazonicus</i> Huber	1			1
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	3		1	4
<i>Pterocarpus santalinoides</i> L'Her. ex DC.	18	57	6	81
<i>Swartzia apiculata</i> R.S.Cowan			6	6
<i>Swartzia cuspidata</i> Spruce ex Benth.	1			1
<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	1			1
<i>Swartzia</i> sp.	4			4
<i>Tachigali</i> sp.	1		1	2
<i>Taralea oppositifolia</i> Aubl.	8	2	2	12
<i>Vatairea</i> sp.			2	2
<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	2			2
<i>Zygia cataractae</i> (Kunth) L.Rico	2	16	7	25
<i>Zygia latifolia</i> (L.) Fawc. & Rendle			1	1
Goupiaceae				
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	1			1

Humiriaceae

<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme	4			4
<i>Sacoglottis</i> sp.		12		12

Lamiaceae

<i>Aegiphila haughti</i> Moldenke	1			1
<i>Vitex triflora</i> Vahl	1			1

Lauraceae

<i>Ocotea</i> sp.	2			2
<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	1			1

Lecythydaceae

<i>Couratari</i> sp.	1		1	2
<i>Eschweilera amazonica</i> R.Knuth	12	6	5	23
<i>Eschweilera parviflora</i> (Aubl.) Miers	2			2
<i>Eschweilera hododendrifolia</i> (R.Knuth) A.C.Sm.			1	1
<i>Eschweilera collina</i> Eyma	1	4	4	9
<i>Eschweilera decolorans</i> Sandwith	3	33	13	49
<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	2			2
<i>Eschweilera obversa</i> (O.Berg) Miers		2	1	3
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	11			11
<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S.A.Mori	8	1	3	12
<i>Eschweilera</i> sp.	20	9	11	30
<i>Eschweilera truncata</i> A.C.Sm.	1			1
<i>Gustavia augusta</i> L.		14	1	15
<i>Gustavia hexapetala</i> (Aubl.) Sm.		1		1
<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	60	7	5	72
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	3			3

Linaceae

<i>Hebepetalum</i> sp.	5			5
<i>Roucheria punctata</i> (Ducke) Ducke	1			1

Malpighiaceae

<i>Burdachia</i> sp.			1	1
<i>Byrsonima densa</i> (Poir.) DC.	4	1		5
<i>Heteropterys macradena</i> (DC.) W.R.Anderson			5	5

Malvaceae

<i>Apeiba echinata</i> Gaertn.	1			1
<i>Eriotheca</i> sp.	3			3
<i>Lueheopsis rosea</i> (Ducke) Burret	1			1
<i>Pachira insignis</i> (Sw.) Savigny	9	17	3	29
<i>Quararibea</i> sp.	2	1		3
<i>Sterculia excelsa</i> Mart.	9			9
<i>Theobroma subincanum</i> Mart.	3			3

Melastomataceae

<i>Henriettea stellaris</i> O.Berg ex Triana			1	1
<i>Merianthera</i> sp.		7		7
<i>Miconia plukenetii</i> Naudin	2			2
<i>Miconia</i> sp.			1	1
<i>Mouriri acutiflora</i> Naudin		2	9	11
<i>Mouriri grandiflora</i> DC.		2		2

<i>Mouriri</i> sp.	2	9	35	46
Meliaceae				
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	13		4	17
<i>Carapa</i> sp.		1		1
<i>Carapa surinamensis</i> Miq.	11			11
<i>Guarea carinata</i> Ducke	1			1
<i>Guarea humaitensis</i> T.D.Penn.	1			1
<i>Trichilia guianensis</i> Klotzsch ex C.DC.			2	2
Moraceae				
<i>Brosimum lactescens</i> (S.Moore) C.C.Berg	2			2
<i>Ficus pulchella</i> Schott	1			1
<i>Maquira calophylla</i> (Poepp. & Endl.) C.C.Berg		4	1	5
<i>Maquira</i> sp.		1		1
Myristicaceae				
<i>Iryanthera juruensis</i> Warb.	1			1
<i>Virola pavonis</i> (A.DC.) A.C.Sm.	4	9	13	26
Myrtaceae				
<i>Eugenia anastomosans</i> DC.	1	1	6	8
<i>Eugenia citrifolia</i> Poir.		4	4	8
<i>Eugenia gomesiana</i> O.Berg		1	2	3
<i>Eugenia omissa</i> McVaugh		2		2
<i>Eugenia</i> sp.		11		11
<i>Marlierea umbraticola</i> (Kunth) O.Berg			5	5
<i>Myrcia neoforsteri</i> A.R.Lourenco & E.Lucas	4	14	1	19
<i>Myrcia umbraticola</i> (Kunth) E.Lucas & C.E.Wilson		18	88	106
Nyctaginaceae				
<i>Neea oppositifolia</i> Ruiz & Pav.	1			1
Ochnaceae				
<i>Elvasia calophyllea</i> DC.			4	4
<i>Ouratea discophora</i> Ducke			1	1
<i>Quiina macrophylla</i> Tul.	1			1
Olacaceae				
<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	2			2
Opiliaceae				
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	1		2	3
Phyllanthaceae				
<i>Amanoa guianensis</i> Aubl.	2		1	3
<i>Discocarpus essequeboensis</i> Klotzsch	1	51	21	73
Polygonaceae				
<i>Symmeria paniculata</i> Benth.			1	1
Proteaceae				
<i>Panopsis rubescens</i> (Pohl) Rusby		2	2	4
Putranjivaceae				
<i>Drypetes amazonica</i> Steyerm.			1	1
Rubiaceae				
<i>Dialypetalanthus fuscescens</i> Kuhlmann			1	1
<i>Duroia macrophylla</i> Huber	2			2
<i>Faramea juruana</i> K.Krause			1	1

<i>Isertia hypoleuca</i> Benth.	1			1
<i>Isertia longifolia</i> (Hoffmanns. ex Schult.) K.Schum.	1			1
<i>Isertia longifolia</i> (Hoffmanns. ex Schult.) K.Schum.		3	1	4
Salicaceae				
<i>Banara</i> sp.		1		1
<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	1			1
Sapotaceae				
<i>Chrysophyllum argenteum</i> Jacq.	2		1	3
<i>Chrysophyllum pomiferum</i> (Eyma) T.D.Penn.		1	1	2
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	1		2	3
<i>Manilkara elata</i> (Allemao ex Miq.) Monach.	1	2	1	4
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	5			5
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.		17	1	18
<i>Pouteria cladantha</i> Sandwith	1			1
<i>Pouteria gongrijpii</i> Eyma	2			2
<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	1			1
<i>Pouteria</i> sp.	3	31	32	66
<i>Pradosia</i> sp.	1			1
<i>Sarcaulus brasiliensis</i> Eyma	1			1
Stemonuraceae				
<i>Discophora guianensis</i> Miers	1			1
Urticaceae				
<i>Cecropia peltata</i> L.	1			1
<i>Cecropia sciadophylla</i> Mart.	8			8
<i>Pourouma myrmecophila</i> Ducke	16			16
Violaceae				
<i>Leonia glycyarpa</i> Ruiz & Pav.	2	2	3	7
<i>Rinorea paniculata</i> (Mart.) Kuntze			1	1
Vochysiaceae				
<i>Erisma bicolor</i> Ducke	1			1
<i>Erisma fuscum</i> Ducke			1	1
<i>Erisma uncinatum</i> Warm.			1	1
<i>Qualea acuminata</i> Spruce ex Warm.		54		54
<i>Qualea paraensis</i> Ducke	1	1		2
<i>Vochysia</i> sp.	3	4	2	9
Total	833	869	750	2452