

Florística e estrutura de florestas inundadas na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil

Em ecologia de comunidades uma das questões mais intrigantes é como as comunidades vegetais coexistem. O objetivo do estudo foi avaliar a composição de espécies da comunidade da regeneração natural em relação a distância geográfica, tipo de substrato do solo e composição físico-química do solo. O estudo foi realizado na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil. Foram distribuídas sistematicamente 30 parcelas de 2m x 2m e de 5m x 5m, 15 parcelas em cada tipo de floresta, várzea e igapó. Dentro de cada parcela todas as plantas da regeneração natural com mais de 20 cm de altura foram marcadas e identificadas. A similaridade das espécies da regeneração natural entre as florestas de igapó e de várzea foi testada pela Análise de componentes principais - PCA. Para identificar a possível co-estrutura entre as PCAs e as variáveis ambientais utilizamos a análise de co-inércia, seguida de um teste de permutação de Monte Carlo (1.000 interações). Foram identificadas 85 espécies, com 66 espécies nas florestas de Igapó em 39 famílias e 50 espécies nas florestas de Várzea, em 23 famílias. Em relação a riqueza de espécies ($t=0.575$; $p=0.57$) e o número de indivíduos ($t=1.07$; $p=0.29$) da regeneração natural entre as florestas não encontramos diferença significativa. A análise de PCA separou nitidamente as espécies de várzea e igapó tanto para as parcelas do estrato de 2m x 2m o 1º eixo explica 10,2% da variância dos dados e o 2º eixo explica 7,4%, quanto para as parcelas do estrato de 5m x 5m, o 1º eixo do ordenamento explica 10,5% da variância dos dados e o 2º eixo explica 6,9%. A co-inércia mostrou covariância significativa entre as matrizes de solo e estrutura da vegetação tanto para o estrato de 2m x 2m, compartilhando 48% da variância dos dados (teste de Monte Carlo, $p = 0,001$), quanto para o estrato de 5m x 5m, compartilhando 50% da variância dos dados (teste de Monte Carlo, $p = 0,001$). A co-inércia também mostrou covariância significativa entre as matrizes de distância geográfica e estrutura da vegetação para o estrato de 2m x 2m, compartilhando 39% da variância dos dados (teste de Monte Carlo, $p = 0,001$) e para o estrato de 5m x 5m, compartilhando 41% da variância dos dados (teste de Monte Carlo, $p = 0,001$). A estrutura da comunidade de plantas da regeneração natural em ambas as florestas de igapó e várzea é influenciada tanto pela distância geográfica quanto as variáveis ambientais do solo.

Palavras-chave: Similaridade; Composição de espécies; Florestas inundadas; Solo.

Floristics and structure of flooded forests in the Caxiuanã National Forest, Pará, Brazil

In community ecology one of the most intriguing questions is how plant communities coexist. The study objective was to evaluate the species composition of the natural regeneration community in relation to geographic distance, soil substrate type and soil physicochemical composition. The study was carried out in the Caxiuanã National Forest, Pará, Brazil. Thirty plots of 2m x 2m and 5m x 5m were systematically distributed, fifteen plots in each type of forest, floodplain and igapó. Within each plot, all plants of natural regeneration with more than 20 cm in height were marked and identified. The similarity of species from natural regeneration between igapó and várzea forests was tested by Principal Component Analysis - PCA. To identify the possible co-structure between PCAs and environmental variables, we used co-inertia analysis, followed by a Monte Carlo permutation test (1,000 interactions). Eighty-five species were identified, with sixty-six species in the forests of Igapó in thirty-nine families and fifty species in the forests of Várzea, in twenty-three families. Regarding species richness ($t=0.575$; $p=0.57$) and the number of individuals ($t=1.07$; $p=0.29$) of natural regeneration between forests, we did not find a significant difference. The PCA analysis clearly separated the várzea and igapó species both for the 2mx2m strata plots, the first axis explains 10.2% of the data variance and the second axis explains 7.4%, and for the plots of the stratum of 5mx5m, the first axis of the order explains 10.5% of the data variance and the second axis explains 6.9%. Co-inertia showed significant covariance between the soil matrices and vegetation structure both for the 2mx2m stratum, sharing 48% of the data variance (Monte Carlo test, $p = 0.001$), and for the 5mx5m stratum, sharing 50% of the data variance (Monte Carlo test, $p = 0.001$). Co-inertia also showed significant covariance between the geographic distance and vegetation structure matrices for the 2mx2m stratum, sharing 39% of the data variance (Monte Carlo test, $p = 0.001$) and for the 5mx5m stratum, sharing 41% of the data variance (Monte Carlo test, $p = 0.001$). The plant community structure of natural regeneration in both igapó and várzea forests is influenced by both geographic distance and soil environmental variables.

Keywords: Similarity; Species composition; Flooded forests; Ground.

Topic: **Conservação da Biodiversidade**

Received: **03/06/2022**

Reviewed anonymously in the process of blind peer.

Approved: **16/08/2022**

Marcilene da Silva Pinheiro 

Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil

<http://lattes.cnpq.br/5556652399620254>

<http://orcid.org/0000-0002-6907-1566>

marcilene.pinheiro19@gmail.com

Leandro Valle Ferreira 

Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil

<http://lattes.cnpq.br/8103998556619871>

<http://orcid.org/0000-0001-9674-0238>

lvalferreira@museu-goeldi.br



DOI: 10.6008/CBPC2318-2881.2022.003.0001

Referencing this:

PINHEIRO, M. S.; FERREIRA, L. V.. Florística e estrutura de florestas inundadas na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil. **Nature and Conservation**, v.15, n.3, p.1-16, 2022. DOI:

<http://doi.org/10.6008/CBPC2318-2881.2022.003.0001>

INTRODUÇÃO

As florestas inundáveis cobrem cerca de 20% do bioma amazônico (JUNK et al., 2014). Sendo as florestas de várzea e florestas de igapó os grandes tipos de ambientes inundáveis. Essas áreas úmidas são diferenciadas de acordo com as suas propriedades físico-químicas e qualidade da água (SIOLI, 1956).

As diferenças nas variações no tipo de solo, regime de inundação, topografia, clima e disponibilidade de nutrientes são consideradas como os fatores que influenciam na composição, riqueza e estrutura da vegetação de florestas inundáveis, e repercutem na dominância, limitando ou favorecendo determinadas espécies e famílias botânicas (FERREIRA et al., 2005; HAUGAASEN et al., 2006; ASSIS et al., 2011).

Em ecologia de comunidades essas variações em padrões de riqueza e composição de espécies nas florestas tropicais tem sido atribuída a fatores físicos e biológicos e duas teorias tentam explicar a distribuição de espécies em florestas tropicais: a Teoria Neutra e a Teoria de Nicho. A Teoria de nicho explica as diferenças na abundância das espécies por meio de suas diferentes capacidades de competição em um determinado ambiente diante de outras espécies que buscam recursos similares (GEWIN, 2006).

Por outro lado, a teoria Neutra sugere que comunidades podem ser estruturadas por eventos estocásticos e não dependem apenas de nicho e competição para terem estruturados os seus valores de abundância relativa das espécies (HUBBELL, 2001). Nessa perspectiva, a composição das comunidades seria principalmente afetada por processos de dispersão, especiação e extinção nas comunidades locais, e as variações históricas dessas taxas causariam as variações espaciais de diversidade de espécies no presente (CHAVE, 2004; CASSEMIRO et al., 2008).

Ambos os mecanismos citados são conhecidos por explicar parte da variação na composição de espécies de comunidades de plantas tropicais, embora não mutuamente exclusivas. Entretanto, não existe um consenso sobre qual destes tem uma maior importância relativa na estruturação de comunidades de plantas nos trópicos. Alguns autores enfatizam que o determinismo ambiental tem uma importância relativa maior (DUQUE et al., 2002; JONES et al., 2006; TUOMISTO et al., 2003), enquanto outros detectaram uma maior importância relativa de limite de dispersão e processos históricos na estruturação de comunidades em florestas tropicais (CONDIT et al., 2002; SVENNING et al., 2006). Além disso, estudos feitos por Condit et al. (2002) e Normand et al. (2006) sugeriram que a importância relativa destes dois mecanismos seja dependente da escala.

Existem diversos estudos que tratam da composição florística, riqueza de espécies, diversidade e estrutura das florestas de várzea e igapó em relação ao gradiente de inundação (FERREIRA, 1997; FERREIRA et al., 2010; DAMASCO et al., 2013; PIEDADE et al., 2013). Porém, as diferenças nos padrões da distribuição espacial da comunidade de plantas em relação a distância geográfica e os fatores ambientais entre os dois tipos de florestas inundada ainda é pouco estudado.

É notória a escassez de estudos empregando índices de similaridade entre parcelas de florestas inundáveis da Amazônia oriental comparado com as florestas de terra firme. O presente trabalho, além de abordar aspectos florísticos e estruturais da vegetação, avaliará a influência da distância geográfica e dos

fatores edáficos sobre as similaridades florísticas entre as subparcelas em cada floresta inundável (várzea e igapó) da Amazônia oriental.

Com base nas características distintas entre as duas florestas inundadas na Floresta Nacional de Caxiuanã, a questão geral deste estudo é: A diferença da composição de espécies da regeneração natural entre as florestas de várzea e igapó é explicada pela distância geográfica ou fatores ambientais?

Diante do exposto o objetivo do estudo foi testar as diferenças na composição de espécies da comunidade da regeneração natural em relação a distância geográfica, tipo de substrato do solo e composição físico-química do solo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Científica Ferreira Penna (ECFPn) com 33 mil hectares, localizada no interior da Floresta Nacional de Caxiuanã, uma Unidade de Conservação de Uso sustentável com cerca de 330 mil hectares localizada nos municípios de Portel e Melgaço, Pará, a cerca de 400 km a oeste da cidade de Belém, estado do Pará (Figura 1). A região da FLONA de Caxiuanã tem o clima tipo Am, um clima tropical quente de acordo com a classificação de Köppen. A temperatura média anual é de cerca de 26,70° C, com mínima média de 23° C e máxima de 32,7° C. A umidade relativa do ar média é de 87%, sendo o relevo da região plano e ondulado, sem grandes elevações (COSTA et al., 2002). O período de enchente ocorre entre os meses de janeiro a maio, enquanto o período de vazante entre maio e julho, sendo as variações diárias provocadas pela maré em torno de 30 cm no nível das águas do rio Curuá. Contudo, ocorrem oscilações muito maiores, variando de 1 a 1.5 metros na região da baía de Caxiuanã (FERREIRA et al., 2013).

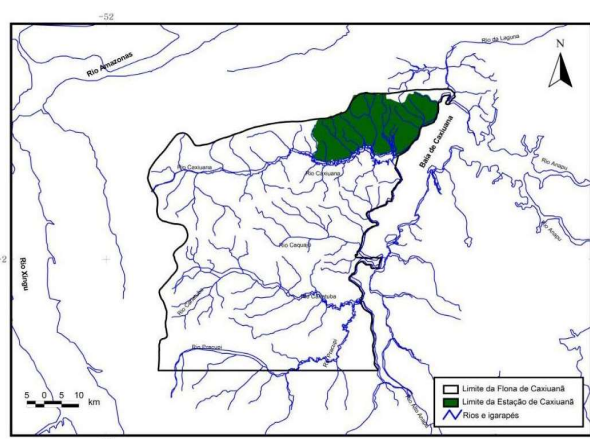


Figura 1: Área de trabalho evidenciando o limite da Floresta Nacional de Caxiuanã e o limite Estação Científica Ferreira Penna, Pará, Brasil.

Os principais tipos de vegetações da ECFPn são representados pela floresta ombrófila densa de terra baixa, denominada localmente de terra firme, florestas secundárias de diferentes idades e dois tipos de florestas inundadas, denominadas localmente de igapós e várzeas (VELOSO et al., 1991).

As florestas de igapó são inundadas por águas escuras, permanecendo a maior parte do ano sob inundações ou com solo saturado de água (encharcado), os solos são ácidos e de origem terciária, sendo

associadas a diversos rios e igarapés na ECFPn (Figuras 2A e C).

As florestas de várzea são inundadas por águas barrentas ou brancas, ocorrem em solos hidro-mórficos argilosos, mais ricos em nutrientes e menos ácidos. Esse tipo de vegetação ocorre principalmente na baía de Caxiuanã onde os sedimentos do fundo e das margens indicam que o material depositado é parental àquele existente na calha do Amazonas, sugerindo ligação anterior entre os dois sistemas (Figuras 2B e D).



Figura 2: Perfil da vegetação da floresta de igapó (A) de várzea (B) e o interior da floresta de igapó (C) e de várzea (D) na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Coleta de dados

Para a execução do estudo foram distribuídas sistematicamente, 30 parcelas de 2m x 2m e de 5m x 5m, sendo 15 parcelas na floresta de várzea na Baía de Caxiuanã e 15 parcelas na floresta de igapó do rio Caxiuanã, metodologia baseada em estudos de Souza (2014). A distância mínima entre as parcelas foi de 500 metros (Figura 3). Dentro de cada parcela todas as plantas da regeneração natural com mais de 20 cm de altura foram marcadas e identificadas ao nível mais específico possível.

Todos os indivíduos foram identificados no campo e no herbário por um técnico em botânica do Museu Paraense Emílio Goeldi e classificados em relação às formas de vida de acordo com Veloso et al. (1991) com as seguintes especificações erva, lianas, palmeira e árvore. O sistema de classificação das espécies adotado foi o APG IV (2016) e a validação dos nomes foi baseada na Lista de Espécies do site Flora do Brasil.

Para a caracterização física e química do solo foram coletadas amostras de solo em cinco pontos em cada parcela, quatro pontos distribuídos próximos de cada vértice das parcelas quadradas e um no centro da parcela. Em cada ponto, uma amostra de solo superficial de 20 cm de profundidade foi coletada com auxílio de uma pá, após remoção das folhas secas e de raízes grandes (EMBRAPA, 1997). As coletas individuais foram misturadas formando uma amostra composta por parcela e foram enviadas para a análise de fertilidade (fósforo [P], potássio [K], sódio [Na], cálcio [Ca], relação cálcio/magnésio [Ca+Mg], alumínio tóxico [Al], acidez potencial [H+Al]), nitrogênio (N), micronutrientes (cobre [Cu], manganês [Mn], ferro [Fe], zinco [Zn]), pH e granulometria (areia grossa, areia fina, silte e argila total) no Laboratório de Solos da EMBRAPA Amazônia

oriental/Belém-PA.

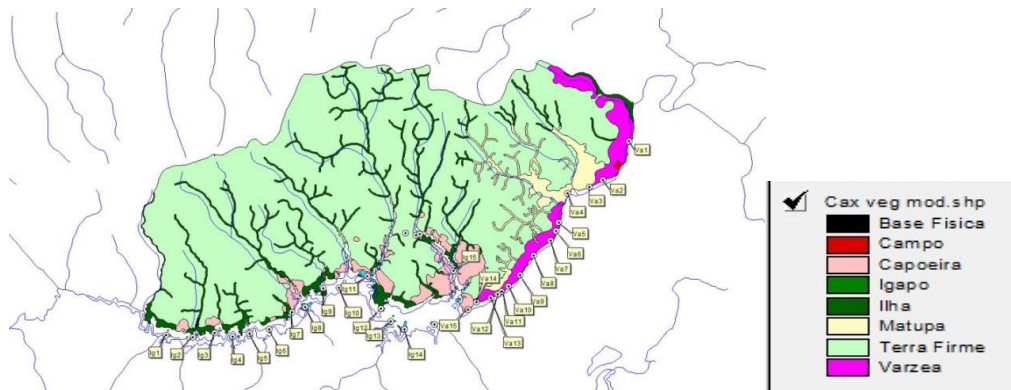


Figura 3: Tipos de vegetações e uso da ECFPn, mostrando a localização das parcelas na floresta de várzea e de igapó na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Análise de dados

O número de espécies, o número total de indivíduos e a riqueza de espécies foram calculados no programa Mata Nativa 2 (CIENTEC, 2006). Para testar as diferenças na composição de espécies da comunidade da regeneração natural entre as florestas de igapó e de várzea, foi utilizada a análise multivariada, Análise de componentes principais - PCA, utilizando o índice de Bray-Curtis como medida de similaridade.

Para análise da relação planta-variáveis ambientais e distância inicialmente foi gerada uma matriz de dados de espécies, uma matriz de distância e outra das variáveis ambientais. Posteriormente, foi realizado uma análise de componentes principais (PCA) para verificar a correlação entre a distribuição das espécies de plantas e as variáveis ambientais e a distância geográfica.

A identificação da possível co-estrutura entre as PCAs foi realizada utilizando-se a análise de co-inércia, seguida de um teste de permutação de Monte Carlo (1.000 interações). A análise de co-inércia é empregada na avaliação das relações espécies/ambiente, ou seja, e neste caso, deseja-se verificar o quanto é significativa a relação entre a distribuição de espécies das plantas da regeneração natural e as variáveis ambientais e analisar as variações (solo e distância) na estrutura das comunidades das plantas obtida a partir da variação dos dados ambientais.

A Co-Inércia compara as estruturas reveladas nas análises da PCA, mostrando se a co-estrutura descrita pelos principais eixos é similar às estruturas descritas nas análises realizadas para cada matriz de dados (DOLÉDEC et al., 1994). A significância da PCA e das Co Inércias foi determinada com o teste de permutação de Monte-Carlo a 5%.

Foi utilizado, ainda, o teste de Mantel para avaliar a correlação da distância geográfica entre parcelas sobre a similaridade florística, comparando duas matrizes independentes: similaridade florística e as distâncias (m) entre as 15 parcelas de cada tipo de vegetação (várzea e igapó).

A matriz de distância entre as parcelas nas florestas de igapó e de várzea foi calculada no programa Arcview 3.3, usando a extensão "Distance Matrix of Point Features" (ESRI, 2002). As análises estatísticas e figuras foram realizadas no programa R (R CORE TEAM, 2021), utilizando as bibliotecas vegan (OKSANEN et

al., 2020), ade4 (DRAY et al., 2007) e factoextra (KASSAMBARA et al., 2020).

RESULTADOS

Riqueza florística

Foram identificadas 85 espécies contanto com as parcelas de 2m x 2m e 5m x 5m, com 66 espécies nas florestas de Igapó distribuídas em 39 famílias botânicas e 50 espécies nas florestas de Várzea, alocadas em 23 famílias botânicas enquanto o número total de indivíduos variou de 782 e 772 nas florestas de Igapó e várzea, respectivamente. Apenas 18 espécies foram comuns as duas florestas nas parcelas de 2m x 2m e 23 espécies estavam presentes em ambas as florestas de várzea e Igapó nas parcelas de 5m x 5m (Tabela 1).

Tabela 1: Total de espécies e espécies comuns entre os estratos 2 e 5 nas florestas de várzea e igapó na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Estrato	Total	Igapó	Várzea	Comuns	% comuns
2	66	45	38	18	27,27%
5	50	52	44	23	46,00%

As famílias mais representativas na floresta de várzea foram Fabaceae com 281 indivíduos, Araceae com 108 indivíduos, Arecaceae com 79 indivíduos, Myristicaceae com 78 indivíduos e Lecythidaceae com 57 indivíduos.

Já nas parcelas inventariadas da floresta de igapó as famílias botânicas com maior número de indivíduos foram Fabaceae com 112, Araceae com 109, Rhizophoraceae com 93, Clusiaceae com 83, Annonaceae com 78. Fabaceae se destacou como a mais importante em ambos os tipos de florestas.

As espécies com maior frequência tanto na floresta de várzea quanto na floresta de igapó foram: *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott com 161 indivíduos, *Swartzia polyphylla* DC. com 106 indivíduos, *Symphonia globulifera* L.f com 102 indivíduos, *Cassipourea guianensis* Aubl. com 93 indivíduos, *Virola surinamensis* (Rol. ex Rottb.) Warb. com 90 indivíduos, *Euterpe oleracea* Mart. e *Xylopia emarginata* Mart. com 79 indivíduos cada.

Composição de espécies e análise de ordenamento das parcelas

Em relação a riqueza de espécies ($t=0.575$; $p=0.57$) e no número de indivíduos ($t=1.07$; $p=0.29$) da regeneração natural entre as florestas de igapó e de várzea não encontramos diferença significativa.

Análise de ordenamento das parcelas botânicas

A análise de componentes principais separa nitidamente as espécies de várzea e Igapó nas parcelas do estrato de 2m x 2m o 1º eixo explica 10,2% da variância dos dados e o 2º eixo explica 7,4% e para as parcelas do estrato de 5m x 5m, o 1º eixo do ordenamento explica 10,5% da variância dos dados e o 2º eixo explica 6,9% (Figuras 4 e 5).

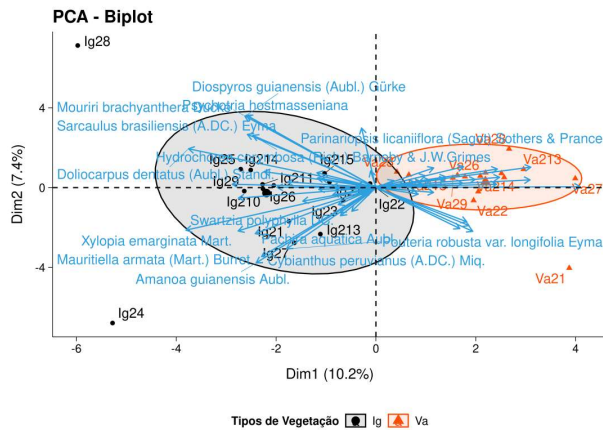


Figura 4: Ordenamento das parcelas botânicas de 2mx2m da comunidade do estrato de regeneração natural entre as florestas de igapó (ig - destaque em preto) e de várzea (va - destaque em vermelho) na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

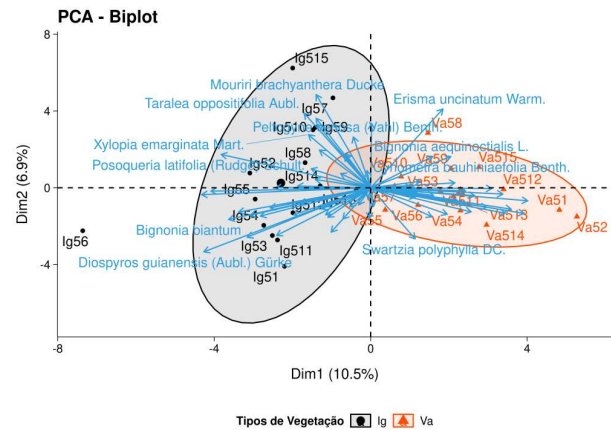


Figura 5: Ordenamento das parcelas botânicas de 5mx5m da comunidade do estrato de regeneração natural entre as florestas de igapó (ig - destaque em preto) e de várzea (va - destaque em vermelho) na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Relação das espécies e as variáveis de solo

Em relação a correlação da composição de espécies em função das variáveis físico-química dos solos, observou-se uma nítida separação da composição de espécies da comunidade da regeneração natural entre as florestas de igapó e de várzea analisados tanto para as parcelas de 2m x 2m quanto para as parcelas de 5m x 5m. A análise de ordenamento separa nitidamente as parcelas dos dois tipos de vegetação, o 1º eixo explica 42,09% da variância da regeneração natural entre várzea e igapó e o 2º, 14, 52% (Figuras 6 e 7).

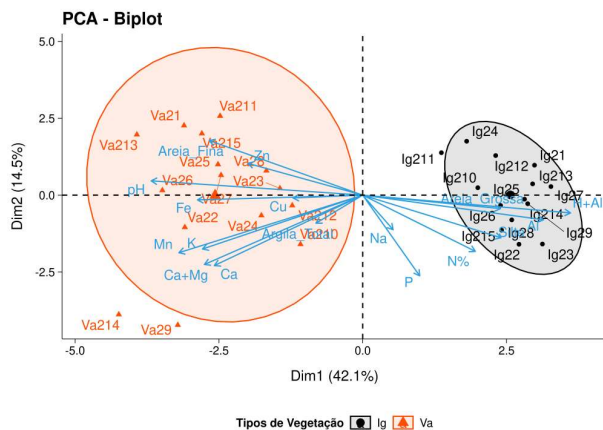


Figura 6: Ordenamento das parcelas botânicas de 2mx2m da comunidade do estrato de regeneração natural entre as florestas de igapó (ig - destaque em preto) e de várzea (va - destaque em vermelho) na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

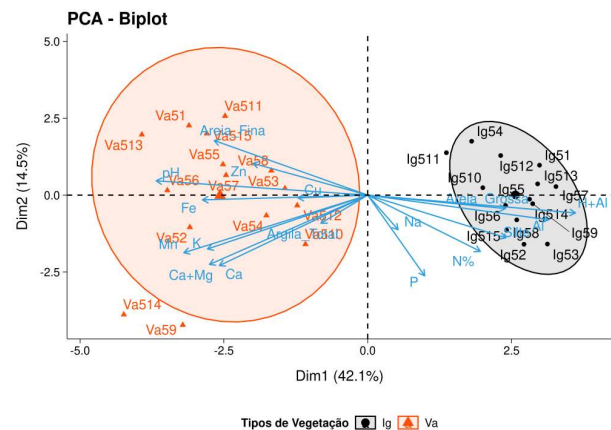


Figura 7: Ordenamento das parcelas botânicas de 5mx5m da comunidade do estrato de regeneração natural entre as florestas de igapó (ig - destaque em preto) e de várzea (va - destaque em vermelho) na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Relação das espécies e a distância geográfica

A correlação da composição de espécies em função da distância geográfica, evidenciou uma separação da composição de espécies da comunidade da regeneração natural entre as florestas de Igapó e de várzea analisados tanto para as parcelas de 2m x 2m quanto para as parcelas de 5m x 5m. A análise de ordenamento separa nitidamente as parcelas dos dois tipos de vegetação, o 1º eixo explica 68,3% da

variância da regeneração natural entre várzea e igapó e o 2º, 28,4% (Figuras 8 e 9).

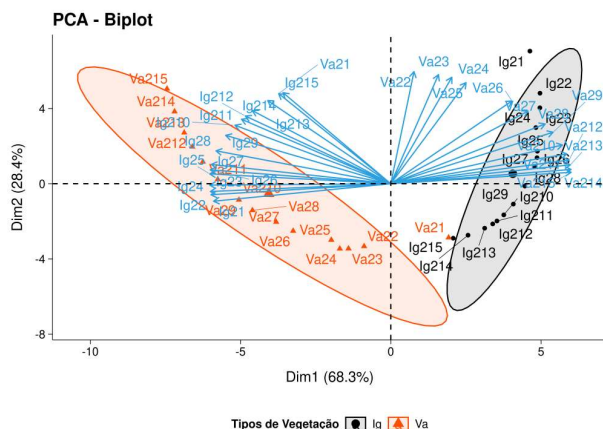


Figura 8: Ordenamento das parcelas botânicas de 2mx2m da comunidade do estrato de regeneração natural entre as florestas de igapó (ig - destaque em preto) e de várzea (va - destaque em vermelho) na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

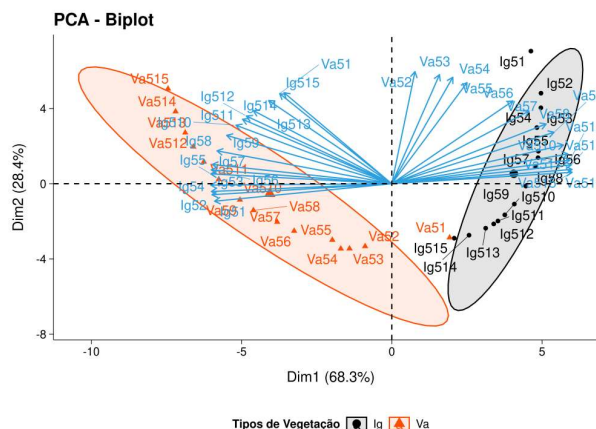


Figura 9: Ordenamento das parcelas botânicas de 5mx5m da comunidade do estrato de regeneração natural entre as florestas de igapó (ig - destaque em preto) e de várzea (va - destaque em vermelho) na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Relação das variáveis do solo e a estrutura da vegetação

A análise de co-inércia evidenciou que (pH, Mn, Areia Fina, K, Fe, Ca+Mg, Ca, Zn) estruturaram a comunidade de plantas da regeneração natural em ambos os estratos de 2m x 2m e 5m x 5m para o ambiente de várzea. Os componentes das variáveis do solo H+Al, Al, Areia grossa, Silte e N% contribuíram mais para a composição das espécies no ambiente de igapó tanto para as parcelas de 2m x 2m quanto para as parcelas de 5m x 5m.

A co-inércia mostrou covariância significativa entre as matrizes de solo e estrutura da vegetação para o estrato de 2m x 2m, compartilhando 48% da variância dos dados (teste de Monte Carlo, $p = 0,001$) (Figura 10).

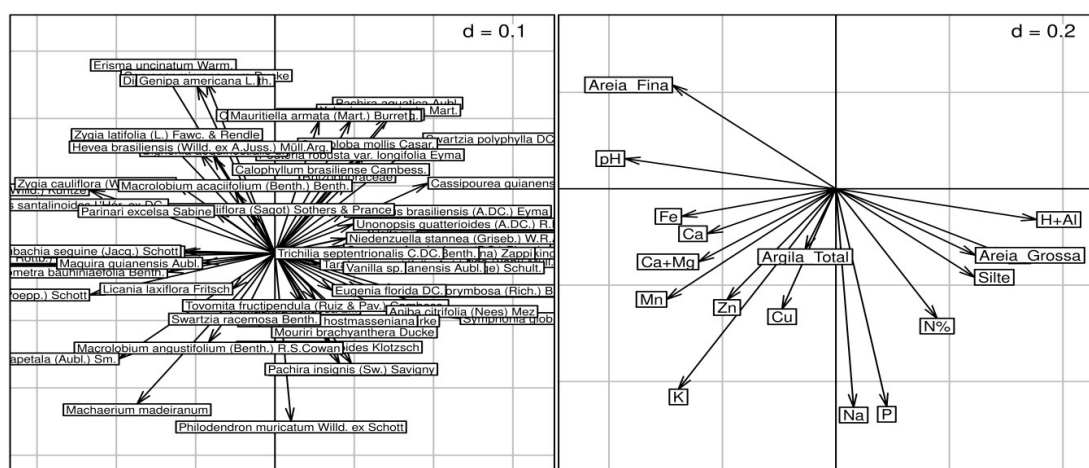


Figura 10: Ordenação do primeiro e segundo eixo da análise de co-inércia entre a vegetação de várzea e Igapó e as características física e químicas do solo para o estrato de 2mx2m na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

As espécies que mais contribuíram para a distinção da formação dos grupos nas parcelas de 2m x 2m para o ambiente de várzea em ordem decrescente foram: *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, *Urospatha*

caudata (Poepp.) Schott, *Virola surinamensis* (Rol. ex Rottb.) Warb., *Euterpe oleracea* Mart., *Gustavia hexapetala* (Aubl.) Sm., *Machaerium madeiranum*. E para o ambiente de igapó, foram: *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott, *Symphonia globulifera* L.f, *Cassipourea guianensis* Aubl., *Swartzia polyphylla* DC., *Doliocarpus dentatus* (Aubl.) Standl.

A co-inércia também mostrou covariância significativa entre as matrizes de solo e estrutura da vegetação para o estrato de 5m x 5m, compartilhando 50% da variância dos dados (teste de Monte Carlo, $p = 0,001$) (Figura 11).

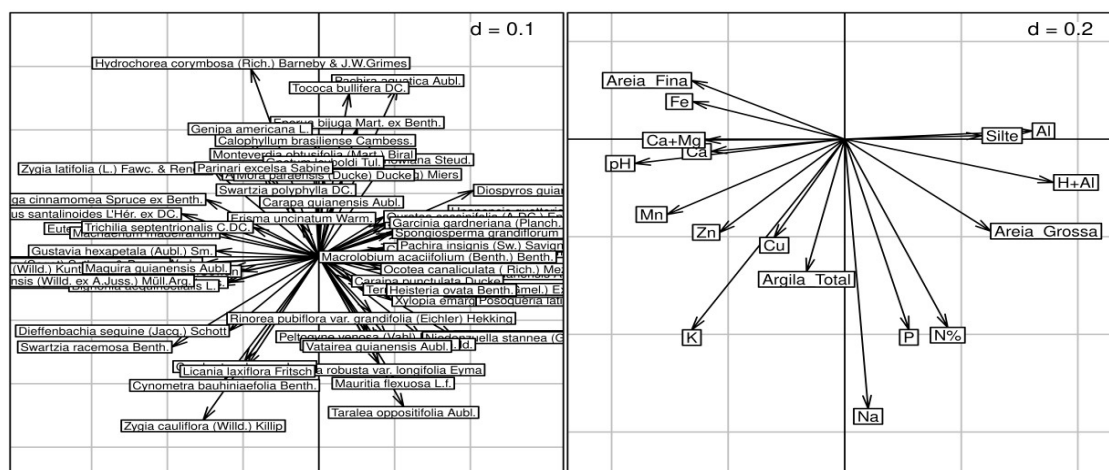


Figura 11: Ordenação do primeiro e segundo eixo da análise de co-inércia entre a vegetação de várzea e Igapó e as características física e químicas do solo para o estrato de 5mx5m na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Nas parcelas de 5m x 5m as espécies que mais contribuíram para a separação da composição de espécies entre as florestas de várzea, em ordem decrescente, foram: *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, *Parinariopsis licaniiflora* (Sagot) Sothers & Prance, *Swartzia racemosa* Benth., *Euterpe oleracea* Mart., *Pterocarpus santalinoides* L'Hér. ex DC. E para as florestas de igapó, as espécies mais contribuíram foram: *Posoqueria latifolia* (Rudge) Schult., *Diospyros guianensis* (Aubl.) Gürke, *Cassipourea guianensis* Aubl., *Podocalyx loranthoides* Klotzsch, *Unonopsis guatterioides* (A.DC.) R.E.Fr.

Relação da distância geográfica e estrutura da vegetação

A co-inércia mostrou covariância significativa entre as matrizes de distância geográfica e estrutura da vegetação para o estrato de 2m x 2m, compartilhando 39% da variância dos dados (teste de Monte Carlo, $p = 0,001$) (Figura 12).

As espécies que mais influenciaram nas parcelas do estrato de 2m x 2m para a várzea, em ordem decrescente, foram: *Urospatha caudata* (Poepp.) Schott, *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, *Euterpe oleracea* Mart., *Machaerium madeiranum*, *Gustavia hexapetala* (Aubl.) Sm. Em relação ao igapó, as espécies *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott, *Swartzia polyphylla* DC., *Cassipourea guianensis* Aubl., *Doliocarpus dentatus* (Aubl.) Standl., *Symphonia globulifera* L.f forma as que mais contribuíram para a composição das espécies.

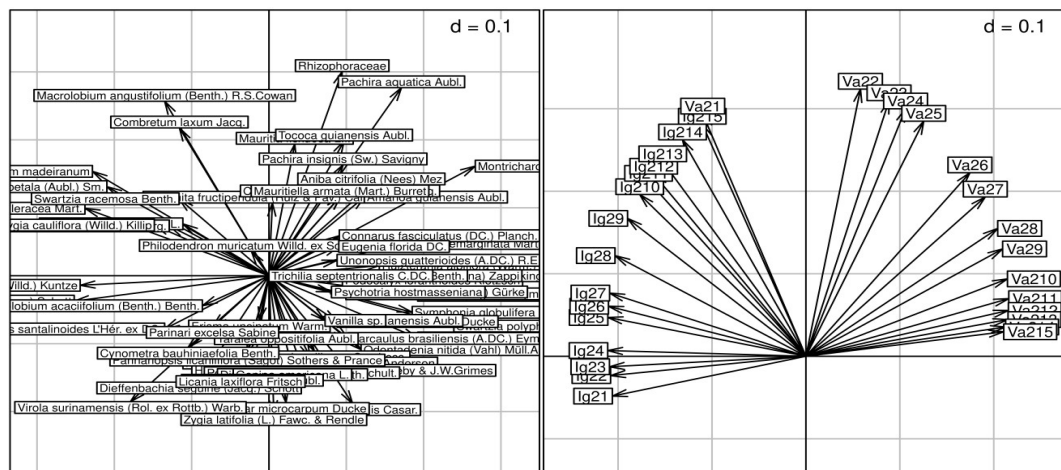


Figura 12: Ordenação do primeiro e segundo eixo da análise de co-inércia entre a vegetação de várzea e Igapó e a distância geográfica para o estrato de 2mx2m, na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

A co-inércia também mostrou covariância significativa entre as matrizes de distância geográfica e a estrutura da vegetação para o estrato de 5m x 5m, compartilhando 41% da variância dos dados (teste de Monte Carlo, $p = 0,001$) (Figura 13).

Nas parcelas do estrato de 5m x 5m para a floresta de várzea as espécies mais determinantes para a estruturação da comunidade, foram: *Swartzia racemosa* Benth., *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze, *Zygia cauliflora* (Willd.) Killip, *Cynometra bauhiniaefolia* Benth., *Gustavia hexapetala* (Aubl.) Sm. E para a floresta de igapó as espécies mais determinantes foram: *Diospyros guianensis* (Aubl.) Gürke, *Posoqueria latifolia* (Rudge) Schult., *Podocalyx loranthoides* Klotzsch, *Cassipourea guianensis* Aubl., *Ruizterania albiflora* (Warm.) Marc.-Berti.

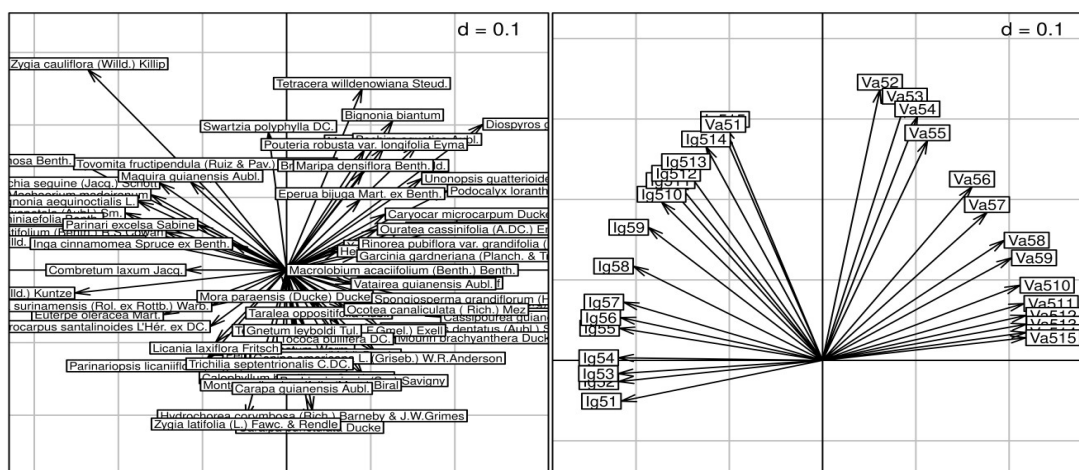


Figura 13: Ordenação do primeiro e segundo eixo da análise de co-inércia entre a vegetação de várzea e Igapó e a distância geográfica para o estrato de 5mx5m, na Estação Científica Ferreira Penna, na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil.

Correlação da similaridade de espécies e a distância das parcelas nas florestas de igapó e várzea

O teste de Mantel indicou que aproximadamente 59% de toda a variância de uma matriz é explicada pela outra, ou seja, 59% da dissimilaridade de espécies da regeneração natural em relação a matriz de distância das variáveis ambientais das parcelas de 2m x 2m é explicada pelos componentes físico-químicos do solo (teste de Mantel, $r = 0.5852$, $p = 0.01$).

Para as parcelas de 5m x 5m, 37% da variância dos dados foi explicada pela matriz de distância das variáveis ambientais do solo (teste de Mantel, $r = 0.3719$, $p = 0.01$) nas florestas de várzea e igapó.

A relação matriz de espécies e matriz de distância geográfica foi menor que a relação matriz de espécies e a matriz de variáveis ambientais do solo, para as parcelas de 2mx2m (teste de Mantel, $r = 0.4545$, $p = 0.01$) e para as parcelas de 5mx5m (teste de Mantel, $r = 0.3047$, $p = 0.01$).

DISCUSSÃO

As cinco famílias mais importantes em cada ambiente concentraram cerca de 77,8% e 60,5% dos indivíduos na várzea e Igapó, respectivamente. Confirmando a ideia e o status de que poucas famílias e espécies botânicas dominam as florestas tropicais. De acordo com ter Steege et al. (2000; 2013) a família Fabaceae domina na grande maioria das florestas dos neotrópicos. A família também foi a mais dominante e importante no presente estudo e em outros realizados em igapó, como de Ferreira (1997), Hamaguchi (2009) e Montero et al. (2014). Os estudos realizados na várzea (WITTMANN et al., 2006; LUIZE et al., 2018) e na paleo-várzea (ASSIS et al., 2015) também têm reportado a família como a mais importante.

Em relação as espécies mais abundantes encontradas nesta pesquisa, elas diferem dos resultados encontrados em estudos realizados por (SOUZA, 2014 e FERREIRA et al., 2011) em florestas alagadas (igapó e várzea) no Pará, pois eles demonstraram que as cinco espécies mais abundantes da várzea foram *Pterocarpus officinalis*, *Euterpe oleracea*, *Macaranga angustifolia*, *Pentaclethra macroloba* e *Virola surinamensis*, enquanto que as cinco espécies mais abundantes na floresta de igapó foram *Lecythis idatimon*, *Ormosia coutinhoi*, *Symphonia globulifera*, *Caraipa grandiflora* e *Vochysia inundata*, caracterizando essas espécies como típicas dentro desses ambientes (igapó e várzea).

Nesta abordagem, Almeida et al. (2004) relataram que as florestas de várzeas do estuário amazônico são representadas por oligo-espécies, definidas como espécies com alta densidade de indivíduos por unidade de área, entre as quais podemos citar: *Euterpe oleracea* Mart. (Arecaceae), *Virola surinamensis* (Rol. ex Rottb.) Warb. (Myristicaceae), *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntze e *Pterocarpus santalinoides* L'Hér. ex DC. (Fabaceae), resultado semelhante ao deste estudo e citadas na maioria dos levantamentos botânicos realizados nessa região e que no estudo de Ferreira et al. (2013) totalizaram mais de 60% dos indivíduos amostrados nas duas áreas de florestas de várzea.

Nesta pesquisa não foi encontrada diferença significativa em relação a riqueza de espécies e no número de indivíduos da regeneração natural entre as florestas de Igapó e de várzea, como é descrito na maioria dos trabalhos na Amazônia como um todo indicando diferença na riqueza entre várzea e igapó. Alguns autores relatam maior riqueza e diversidade no igapó (FERREIRA et al., 2010). Por outro lado, a maioria dos estudos comparativos descobriram que a floresta de várzea é mais rica em espécies, especialmente na Amazônia central e ocidental (HAUGAASEN et al., 2006; WITTMANN et al., 2006).

No entanto, estudos realizados por Ferreira et al. (2005; 2013) nas florestas de várzea e igapó na Estação Científica Ferreira Penna, no Pará demonstraram uma riqueza significativamente maior na floresta de igapó em comparação com a floresta de várzea. Estudos realizados no Parque Ecológico do Gunma,

município de Santa Bárbara no Pará também revelaram que existe diferença significativa maior entre as florestas de igapó com relação as de várzea (FERREIRA et al., 2011). Em outros inventários realizados nas várzeas no estuário Amazônico do estado do Pará, os autores demonstraram menor riqueza de espécies para este ambiente, onde o número de espécies por hectare variou de 27 a 60 (JARDIM et al., 2001; ALMEIDA et al., 2004; FERREIRA et al., 2010; BATISTA et al., 2011).

De acordo, com Ferreira et al. (2013) a menor riqueza de espécies nas florestas das várzeas do estuário pode estar associada à combinação da variação do ciclo de inundação anual, resultante das chuvas nas cabeceiras dos rios e igarapés e do ciclo de inundação diário, provocado pela variação do nível das marés.

Os resultados encontrados nesta pesquisa a respeito da composição de espécies demonstraram uma nítida separação do conjunto de espécies entre as florestas de várzea e igapó, evidenciando uma baixa similaridade florística entre os dois ecossistemas. Comparando-se o presente estudo a outros inventários realizados em igapós e várzeas, Ferreira et al. (2005) e Ferreira et al. (2013) também encontraram o mesmo padrão nas espécies arbóreas das florestas de igapó e de várzea amostradas na Estação Científica Ferreira Penna, na Amazônia oriental no estado do Pará.

Neste aspecto, Ferreira et al. (2013) relataram que essa grande diferença na composição de espécies entre as florestas de várzea e Igapó está relacionada a origem geológica diferenciada dessas áreas e ligado também aos processos bióticos e abióticos, resultando em espécies mais similares e típicas que suportam os diferentes tipos de pressões ambientais específicas impostas por cada tipo de ambiente, como a duração do período de inundação, tipos de solo, topografia, clima e disponibilidade de nutrientes.

Uma das possíveis explicações para a baixa similaridade entre os dois ambientes é que nos grandes rios amazônicos, as constantes mudanças da fase aquática para a terrestre geram condições ambientais específicas, que resultam em processos e gradientes biogeoquímicos característicos, promovendo adaptações de organismos, interferindo, desta forma, na estrutura e no desenvolvimento das comunidades (JUNK et al., 2006). Esse gradiente biogeoquímico pode controlar a ocorrência de espécies, pois as inundações, juntamente com a fertilidade do solo se constituem em filtros ambientais que podem desempenhar um papel fundamental na determinação dos padrões de diversidade (MONTERO et al., 2014).

Nesta pesquisa, tanto a distância geográfica quanto as variáveis físico-químicas do solo determinam a distribuição das espécies nos ecossistemas de várzea e Igapó, no entanto, as variáveis do solo tiveram um peso maior na estruturação das comunidades de plantas entre as várzeas e igapós.

Outros estudos mostraram também a relação da distribuição de espécies associados por fatores estocásticos ou por fatores ambientais. Souza (2014) mostrou que a distribuição da riqueza e a densidade de espécies vegetais nas florestas de igapó e várzea na mesma área deste estudo nas escalas local e intermediária foram explicadas pela teoria neutra e a do nicho, corroborando com outros estudos que levam em consideração as duas teorias no padrão de distribuição e composição de espécies nos ambientes. Como é o caso do estudo com árvores realizado por Chust et al. (2006) em uma floresta tropical no Panamá, onde eles observaram que 22% da variação florística foi explicada pela distância, ou seja, teoria neutra, 12% foram explicados exclusivamente pelas variáveis ambientais (teoria do nicho) e 16% foi compartilhado, sendo que

a maior parte da variação (49%) permaneceu não explicada. Aranha (2008) também menciona que a teoria neutra e do nicho podem estar atuando paralelamente no processo de estruturação de uma comunidade, levando em consideração a discrepância das condições ambientais.

O poder preditivo das duas teorias tem sido testado com diversos organismos. Algumas vezes a Teoria do Nicho explica melhor os padrões encontrados, por exemplo, Kraft et al. (2008), usando atributos funcionais das espécies estudadas, demonstraram que para uma floresta equatorial as espécies de árvores são menos similares ecologicamente do que esperado pela teoria neutra, e em outros casos, a Teoria Neutra tende a explicar melhor os padrões de composição das comunidades, por exemplo, os padrões de abundância relativa encontrados para espécies arbóreas em Barro Colorado, uma floresta tropical panamenha (HUBBEL, 2001).

Em um estudo realizado em seis platôs com vegetação de Floresta Ombrófila Densa na Amazônia Oriental do Pará, Matos et al. (2013) encontraram uma correlação negativa de similaridade entre a escala local (dentro dos platôs) e regional (entre os platôs), fato que segundo os autores corrobora a teoria neutra de Hubbell. Segundo Matos et al. (2013) deve haver um declínio na similaridade da comunidade ao longo do espaço, pois as diferentes taxas de dispersão deverão determinar a estrutura das comunidades diante da eliminação local de indivíduos, assim fazendo com que as comunidades tenham diferentes estruturas. O padrão de estruturação estocástica por meio da dispersão não foi registrado apenas em florestas, mas também foi observado em savanas brasileiras (SILVA et al., 2010).

Há também a possibilidade dos efeitos da neutralidade e dos nichos serem revezados ao longo do tempo sobre as comunidades, ora um fator influenciando mais, ora outro. Essa possibilidade foi abordada em estudo realizado em Goiás, em área de vegetação em estágio inicial de regeneração, onde uma comunidade vegetal estava começando a ser estruturada. Nesse estudo, foi verificado que as interações biológicas não influenciaram na presença ou ausência de espécies e, assim, os autores argumentam que a influência estocástica possui uma maior influência na estrutura da comunidade em estágios iniciais de regeneração e que ao longo do tempo outros fatores (e.g. competição) poderiam gerar diferentes influências (CARVALHO et al., 2007).

A teoria neutra e a de nicho são frequentemente tratadas como explicações mutuamente excludentes para padrões empíricos. Esta dicotomia pode estar obscurecendo o fato de que processos de nicho e neutro podem influenciar simultaneamente a dinâmica de espécies em comunidades (ADLER et al., 2007). Trabalhos futuros podem testar a importância relativa dos processos determinísticos e dos processos estocásticos ao longo de gradientes ambientais. Nesse contexto, seria possível incluir a noção de escala na interpretação dos processos mantenedores das comunidades biológicas.

CONCLUSÕES

Neste trabalho nos propusemos testar as diferenças na composição de espécies da comunidade da regeneração natural em relação a distância geográfica, tipo de substrato do solo e composição físico-química do solo.

A composição de espécies claramente apresenta padrões distintos entre as florestas de igapó e várzea estudadas na FLONA de Caxiuanã. A riqueza e a densidade de indivíduos entre os dois ecossistemas não diferiram significativamente. Neste estudo, tanto gradiente edáfico, quanto de distância geográfica determinaram a estrutura da comunidade da regeneração natural nos ecossistemas de várzea e igapó. Na floresta de várzea, a distribuição das espécies responde fortemente a um maior número de variáveis ambientais. As florestas de igapó e várzea da Estação Científica Ferreira Penna, FLONA de Caxiuanã são muito distintas em relação à variação da riqueza, diversidade e composição de espécies.

REFERÊNCIAS

- ADLER, P. B.; HILLERISLAMBERS, J.; LEVINE, J. M.. A niche for neutrality. **Ecology Letters**, v.10, p.95-104, 2007. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x>
- ALMEIDA, S. S.; AMARAL, D. D.; SILVA, A. S.. Análise florística e estrutura de florestas de Várzea no estuário amazônico. **Acta Amazônica**, v.34, n.4, p.513-524, 2004.
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.181, p.1-20, 2016.
- ARANHA, B. A.. **Determinismo ambiental e estocasticidade em uma comunidade do subosque da Floresta Atlântica**. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2008.
- ASSIS, R. L.; HAUGAASEN, T.; SCHÖNGART, J.; MONTERO, J. C.; PIEDADE, M. T. F.; WITTMANN, F.. Patterns of tree diversity and composition in Amazonian floodplain paleo-várzea forest. **Journal of Vegetation Science**, v.26, p.312-322, 2015. DOI: <http://doi.org/10.1111/jvs.12229>
- ASSIS, R.L.; WITTMANN, F.. Forest structure and tree species composition of the understory of two central Amazonian várzea forests of contrasting flood heights. **Flora**, v.206, p.251-260, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2010.11.002>
- BATISTA, F. J.; JARDIM, M. A. G.; MEDEIROS, T. D. S.; LOPES, I. L. M.. Comparação florística e estrutural de duas florestas de várzea no estuário amazônico, Pará, Brasil. **Revista Árvore**, v.35, n.2, p.289-298, 2011. DOI: <http://doi.org/10.1590/S0100-67622011000200013>
- CARVALHO, A. C.; VITAL, M. V. C.; COSTA, D. A.; SILVA, L. C. F.; VIEIRA, L. C. G.; SILVEIRA, A. V. T.; FILHO, G. F. L.. Competição, facilitação ou teoria neutra? um estudo das interações e de sua importância na estrutura de uma comunidade vegetal em regeneração. **Revista de Biologia Neotropical**, v.4, n.2, p.117-123, 2007. DOI: <http://doi.org/10.5216/rbn.v4i2.5211>
- CASSEMIRO, F. A. S.; PADIAL, A. A.. Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. **Oecologia Brasiliensis**, v.12, n.4, p.706-719, 2008.
- CHAVE, J.. Neutral theory and community ecology. **Ecology Letters**, v.7, p.241- 253, 2004. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x>
- CHUST, G. J.; CHAVE, R.; CONDIT, S.; AGUILAR, S.; PÉREZ, R.. Determinants and spatial modeling of tree beta: diversity in a tropical forest landscape in Panama. **Journal of Vegetation Science**, v.17, p.83-92, 2006.
- CIENTEC. Consultoria e Desenvolvimento de Sistemas. **Mata nativa 2: manual do usuário**. Viçosa: CIENTEC, 2006.
- CONDIT, R.; PITMAN, N.; JR, E. G. L.; CHAVE, J.; TERBORGH, J.; FOSTER, R. B.; NUNEZ, P.; AGUILAR, S.; VALENCIA, R.; VILLA, G.; MULLER-LANDAU, H.; LOSOS, E.; HUBBEL, S. P.. BetaDiversity in Tropical Forest Trees. **Science**, v.295, p.666-669, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1126/science.1066854>
- COSTA, J. P. R.; MORAES, J. C.. Médias mensais de variáveis meteorológicas. In: LISBOA, P. L. B.. **Caxiuanã: populações tradicionais, meio físico e diversidade biológica**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2002. p.225-232.
- DAMASCO, G.; VICENTINI, A.; CASTILHO, C. V.; PIMENTEL, T. P.; NASCIMENTO, H. E. M.. Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. **Journal of Vegetation Science**, v.24, n.2, p.384-394, 2013. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01464.x>
- DOLÉDEC, S.; CHESSEL, D.. Co-inertia analysis: na alternative method for studying species: environment relationships. **Freshw. Biol.**, v.31, p.277-294, 1994. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x>
- DRAY, S.; DUFOUR, A.. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. **Journal of Statistical Software**, v.22, n.4, p.1-20, 2007. DOI: <http://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- DUQUE, A.; SÁNCHEZ, M.; CABELIER, J.; DUIVENVOORDEN, J. F.. Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v.18, p.499-525, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467402002341>
- EMBRAPA. **Manual de Métodos de Análise de Solos**. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Rio de Janeiro, 1997.
- ESRI. Environmental Systems Research Insitute. **Arc View User's Guide**. Redlands: ESRI, 2002.
- FERREIRA, L. V.. Floristic composition and structure of the

three hectares in a floodplain forest in the Brazilian Central Amazon. **Biodiversity and Conservation**, v.6, p.1355-1365, 1997.

FERREIRA, L. V.; ALMEIDA, S. S.; ROSÁRIO, C. S.. Áreas de inundação. In: LISBOA, P. L. B.. **Caxiuanã**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 1997. p.195-211.

FERREIRA, L. V.; ALMEIDA, S. S.; AMARAL D. D.; PAROLIN, P.. 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**, n.56, p.103-116, 2005.

FERREIRA, L. V.; ALMEIDA, S. S.; PAROLIN, P.. Amazonian white- and blackwater floodplain forests in Brazil: large differences on a small scale. **Ecotropica**, v.16, p.31-41, 2010.

FERREIRA, L. V.; ALMEIDA, S. S.; SILVA, A. S. L.; AMARAL, D. D.; PAROLIN, P.. Riqueza, diversidade, estrutura e composição de espécies de uma floresta de igapó e de várzea no Parque Ecológico de Gunma, Pará, Brasil. **Revista Árvore**, p.1-15, 2011.

FERREIRA, L. V.; CHAVES, P. P.; CUNHA, D. A.; MATOS, D. C. L.; PAROLIN, P.. Variação da riqueza e composição de espécies da comunidade de plantas entre as florestas de Igapós e Várzeas da Estação Científica Ferreira Penna-Caxiuanã na Amazônia Oriental. **Pesquisas Botânica**, n.64, p.175-195, 2013.

GEWIN, V.. Beyond neutrality: ecology finds its niche. **PLoS Biology**, v.4, n.8, e278, 2006. DOI: <http://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040278>

HAUGAASEN, T.; PERES, C. A.. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Purús region of central Amazonia, Brazil. **Acta Amazônica**, v.36, p.25-36, 2006. DOI: <http://doi.org/10.1590/S0044-59672006000100005>

HAMAGUCHI, J. O.. **Estrutura e composição florística das espécies arbóreas e arbustivas de uma floresta de igapó no lago Tupé, Manaus**. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2009.

HUBBELL, S. P.. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 2001.

JARDIM, M. A. G.; VIEIRA, I. C. G.. Composição florística e estrutura de uma floresta de várzea do estuário amazônico, ilha do Combu, Estado do Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica**, v.17, n.2, p.333-354, 2001.

JONES, M. M.; TUOMISTO T.; CLARK, D. B.; OLIVAS, P.. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forests ferns. **Journal of Ecology**, v.94, p.181-195, 2006. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01071.x>

JUNK, W. J.; PIEDADE, M. T. F.; LOURIVAL, R.; WITTMANN, F.; KANDUS, P.; LACERDA, L. D.; BOZELLI, R. L.; ESTEVES, F. A.; CUNHA, C. N.; MALTCHIK, L.; SCHÖNGART, J.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; AGOSTINHO, A. A.; NÓBREGA, R. L. B.; CAMARGO, E.. **Classificação e Delineamento das Áreas**

Úmidas Brasileiras e de seus Macrohabitats. Parte I: Definição e classificação das Áreas Úmidas (AUs) Brasileiras: Base científica para uma nova política de proteção e manejo sustentável. INAU, 2014.

JUNK, J. W.; PIEDADE, M. T. F.. The Amazon River basin. 81. In: ZEDLER, C.; ZEDLER, M.; ZEDLER, J.. The world largest wetlands: ecology and conservation. 2 ed. **The Quarterly Review of Biology**, p.63-117, 2006.

KASSAMBARA, A.; MUNDT, F.. **Factoextra**: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. 2020.

KRAFT, N. J.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D.. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v.322, n.5901, p.580-582, 2008. DOI: <http://doi.org/10.1126/science.1160662>

LUIZE, B. G.; MAGALHÃES, J. L. L.; QUEIROZ, H.; LOPES, M. A.; VENTICINQUE, E. M.; NOVO, E. M. L. M.; SILVA, T. S. F.. The tree species pool of Amazonian wetland forests: Which species can assemble in periodically waterlogged habitats?. **PLOS ONE**, v.13, n.5, p.e0198130, 2018. DOI: <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0198130>

MATOS, D. C. L.; FERREIRA, L. V.; SALOMÃO, R. P.. Influência da distância geográfica na riqueza e composição de espécies arbóreas em uma Floresta Ombrófila Densa na Amazônia Oriental. **Rodriguésia**, v.64, n.2, p.357-367, 2013. DOI: <http://doi.org/10.1590/S2175-78602013000200012>

MONTERO, J. C.; PIEDADE, M. T. F.; WITTMANN, F.. Floristic variation across 600 km of inundation forests (Igapó) along the Negro River, central Amazonia. **Hydrobiologia**, v.729, p.229-246, 2014.

NORMAND, S.; VORMISTO, J.; SVENNING, J. C.; GRÁNDEZ, C.; BALSLEV, H.. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. **Plant Ecology**, v.186, p.161-176, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-006-9120-9>

OKSANEN, J.. **Vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. 2020.

PIEADADE, M. T. F.; SCHÖNGART, J.; WITTMANN, F.; PAROLIN, P.; JUNK, W. J.. Impactos da inundação e seca na vegetação de áreas alagáveis amazônicas. In: BORMA L. S.; NOBRE C.. **Secas na Amazônia: causas e consequências**. São Paulo: Oficina de Textos, 2013. p.268-305.

R CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna: R CORE TEAM, 2021.

SILVA, I. A.; CIANCARUSO, M. V.; BATALHA, M. A.. Abundance distribution of common and rare plants species of Brazilian savannas along a seasonality gradient. **Acta Botânica Brasileira**, v.24, n.2, p.407-413, 2010. DOI: <http://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200011>

SIOLO, H.. Über Natur und Mensch im brasilianischen Amazonasgebiet. **Erdkunde**, v.10, n.2, p.89-109, 1956.

SOUZA, C. C. S.. **Comparação da florística e estrutura em relação aos estratos e escalas geográficas das florestas de**

várzea e igapó na Amazônia Oriental. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal Rural da Amazônia, Manaus, 2014.

SVENNING, J. C.; ENGELBRECHT, B. M. J.; KINNER, D. A.; KURSAR, T. A.; STALLARD, R. F.; WRIGHT, S. J.. The roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v.22, p.575-586, 2006. DOI: <http://doi.org/10.1017/S0266467406003348>

TER STEEGE, H.; PITMAN, N. C. A.; SABATIER, D.; BARALOTO, C.; SALOMÃO, R. P.; GUEVARA, J. E.; PHILLIPS, O. L.; CASTILHO, C. V.; MAGNUSSON, W. E.. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. **Science**, v.342, p.6156, 2013. DOI: <http://doi.org/10.1126/science.1243092>

TER STEEGE H.; SABATIER, D.; CASTELLANOS, H.; ANDEL, T. V.; DUIVENVOORDEN, J.; OLIVEIRA, A. A.; RENSKE, E. K.; LILWAH, R.; MAAS, P.; MORI, S.. An analysis of Amazonian

floristic composition, including those of the Guiana Shield. **Journal of Tropical Ecology**, v.16, p.801-828, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400001735>

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN K.; YLI-HALLA, M.. Dispersal, environment, and floristic variation of western amazonian forests. **Science**, v.299, p.241-244, 2003. DOI: <http://doi.org/10.1126/science.1078037>

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A.. **Classificação da Vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal.** Rio de Janeiro: IBGE, 1991.

WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; MONTERO, J. C.; MOTZER, T.; JUNK, W.; PIEDADE, M. T. F.; QUEIROZ, H. L.; WORBES, M.. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. **Journal of Biogeography**, v.33, n.8, p.1334-1347, 2006. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01495.x>

Os autores detêm os direitos autorais de sua obra publicada. A CBPC – Companhia Brasileira de Produção Científica (CNPJ: 11.221.422/0001-03) detêm os direitos materiais dos trabalhos publicados (obras, artigos etc.). Os direitos referem-se à publicação do trabalho em qualquer parte do mundo, incluindo os direitos às renovações, expansões e disseminações da contribuição, bem como outros direitos subsidiários. Todos os trabalhos publicados eletronicamente poderão posteriormente ser publicados em coletâneas impressas ou digitais sob coordenação da Companhia Brasileira de Produção Científica e seus parceiros autorizados. Os (as) autores (as) preservam os direitos autorais, mas não têm permissão para a publicação da contribuição em outro meio, impresso ou digital, em português ou em tradução.