

This file has been cleaned of potential threats.

If you confirm that the file is coming from a trusted source, you can send the following SHA-256 hash value to your admin for the original file.

eae9307bd64047a73e1ff760e0bb076f86817ce24185a16a711c3917a6fdfe1b

To view the reconstructed contents, please SCROLL DOWN to next page.



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISA DA AMAZÔNIA PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Epífitas vasculares necessitam de longos períodos para colonizar forófitos em florestas alagáveis de igapó na Amazônia Central

DAYANNE GOMES ALVES

MANAUS/AM
2025

DAYANNE GOMES ALVES

Dr. Adriano Costa Quaresma
Dr. Florian Wittmann
Dr. Jochen Schöngart

Dissertação apresentada ao Instituto
Nacional de Pesquisas da Amazônia,
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Botânica.

MANAUS/AM
2025



DIVISÃO DO CURSO
DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BOTÂNICA

MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA
E INOVAÇÃO



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA)
ATA DE AULA DE QUALIFICAÇÃO

No dia vinte nove de fevereiro de dois mil e vinte quatro, às 09:00 horas, horário Manaus-AM a discente **Dayanne Gomes Alves**, sob orientação do Dr. Adriano Costa Quaresma do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e coorientação do Dr. Florian Karl Wittmann do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), apresentou publicamente sua Aula de Qualificação, nível Mestrado, intitulada *A idade das árvores determina os padrões de riqueza, abundância e composição de epífitas vasculares em florestas de igapós na Amazônia?*. A banca examinadora foi composta pelo Dr. Charles Eugene Zartman do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dr. Layon Oreste Demarchi do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e a Dra. Gabriela Ramos Cerqueira da Universidade Nilton Lins. A defesa foi presidida pelo orientador, após a exposição pública do trabalho, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, que emitiram seus pareceres conforme indicado abaixo:

Examinador	Parecer	Assinatura
Charles Eugene Zartman	☒ Aprovado ☐ Reprovado	
Layon Oreste Demarchi	☒ Aprovado ☐ Reprovado	
Gabriela Ramos Cerqueira	☒ Aprovado ☐ Reprovado	

Recomenda-se melhor fundamentação teórica, mais aprofundamento da metodologia e coerência entre as hipóteses e análises estabelecidos para o trabalho.

Manaus (AM), 29 de Fevereiro de 2024.

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que foi aprovada e assinada pelos membros da Comissão Examinadora, pelo orientador e pela Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Botânica do INPA.

Orientador
Adriano Costa Quaresma

Coordenador PPGBOT-INPA

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA)
ATA DE DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

No dia trinta de junho de dois mil e vinte cinco, às 14:00 horas, discente **Dayanne Gomes Alves**, sob orientação do Dr. Adriano Costa Quaresma do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e coorientações do Dr. Jochen Schongart do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Dr. Florian Karl Wittmann Instituto de Geografia e Geoecologia da Universidade de Karlsruhe, Alemanha, defendeu publicamente sua Dissertação de Mestrado intitulada **"Epífitas vasculares necessitam longos períodos para colonizar forófitos em florestas alagáveis de igapó na Amazônia Central"**. A banca examinadora foi composta pela Dra. Gabriela Ramos Cerqueira da Universidade Nilton Lins (UNINILTONLINS), Dra. Flávia Delgado Santana do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Álefe Lopes Viana do Instituto Federal do Amazonas (IFAM), tendo como suplente o Dr. Charles Eugeni Zartman do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e o Dr. Layon Oreste Demarchi do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A defesa foi presidida pelo orientador, após a exposição pública do trabalho, a discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, que emitiram seus pareceres conforme indicado abaixo:

Examinador	Parecer	Assinatura
Gabriela Ramos Cerqueira	☒ Aprovado ☐ Reprovado	
Flávia Delgado Santana	☒ Aprovado ☐ Reprovado	
Álefe Lopes Viana	☒ Aprovado ☐ Reprovado	
Charles Eugeni Zartman	☐ Aprovado ☐ Reprovado	
Layon Oreste Demarchi	☐ Aprovado ☐ Reprovado	

Manaus (AM), 30 de junho de 2025.

OBS: Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que foi aprovada e assinada pelos membros da Comissão Examinadora, pelo orientador e pela Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Botânica do INPA.


Adriano Costa Quaresma
Orientador


Coordenador PPGBOT-INPA

FICHA CATALOGRÁFICA

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)

A474e Alves, Dayanne

Epífitas vasculares necessitam de longos períodos para colonizar forófitos em florestas alagáveis de igapó na Amazônia Central. / Dayanne Alves; orientador Adriano Costa Quaresma; coorientadores Florian Wittmann, Jochen Schöngart. - Manaus : [s.l.], 2025.

1,543 KB

37 p. : il. color.

DOI: <https://doi.org/10.61818/ted25092>

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Botânica) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2025.

1. Anéis de crescimento. 2. Período potencial de colonização. 3. Forófitos. I. Quaresma, Adriano Costa. II. Wittmann, Florian. III. Schöngart, Jochen. IV. Título.

CDD 577.3

Sinopse:

Estudou-se a relação entre a assembleia de epífitas vasculares e a comunidade arbórea, avaliando como os anéis de crescimento dos forófitos influenciam a riqueza, a abundância e a composição das epífitas em florestas de igapó na Amazônia Central.

Palavras-chave: Anéis de crescimento, período potencial de colonização, forófitos.

Dedico ...

Ao meu esposo, Felipe, minha filha Stella

Aos meus pais Francisca e Adão in memória

Por mais essa nossa conquista.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer primeiramente a Deus por Ele ter sido meu alicerce durante toda essa jornada do mestrado, sem Ele não sou nada. Agradeço também aos meus orientadores Adriano Quaresma, Florian Wittmann e Jochen Schöngart, pelos aprendizados, por terem sido participativos e atenciosos em todas as etapas desta dissertação. Principalmente ao Adriano, por ter confiado em mim, no meu trabalho e pelo incentivo desde o princípio, levarei seus ensinamentos para o resto da vida. Vocês são exemplos de profissionais, pesquisadores e humanos.

Agradeço a Jeisi, Maíra Conde, Adson, Keller, Gildo Feitosa por sempre serem muito solícitos, atenciosos e por estarem sempre à disposição para tirar dúvidas, sou muito grata por tudo.

Agradeço a todos que em algum momento me ajudaram na coleta de dados, em especial ao Jessé que foi essencial para as coletas das amostras de dendro. Agradeço também a todos os amigos e colegas do grupo MAUA pela ajuda nas pendengas do dia a dia, pelas conversas e pelos sorrisos.

Aos meus colegas da turma de mestrado, pela ajuda nas disciplinas, pelas conversas e pelos sorrisos, obrigado pelos momentos compartilhados. Em especial queria agradecer a minha amiga Mayara pelo apoio, pelas discussões sobre a carreira acadêmica e pelos momentos agradáveis.

Agradeço ao INPA pela oportunidade e suporte no desenvolvimento no mestrado, a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado que me foi concedida, pelo financiamento através do projeto PELD / MAUA Áreas Úmidas.

Ao meu esposo, Felipe, pelo incentivo, pelo companheirismo, pela cumplicidade de sempre. A minha filha Stella pela força, você me fez mais forte.

Aos meus pais que me ensinaram a agir com honestidade e sempre me apoiaram ao longo da minha vida.

E a todos que direta ou indiretamente contribuíram para o desenvolvimento desta pesquisa. A todos vocês, meus sinceros agradecimentos.

Sumário

Lista de Tabelas	9
Lista de Figuras	9
1. APRESENTAÇÃO	10
2. OBJETIVOS	12
Capítulo Único	13
3. INTRODUÇÃO	15
4. MATERIAL E MÉTODOS	18
4.1 Área de estudo	18
4.2 Descrição das espécies forofíticas	19
4.3 Coleta de dados em campo	20
4.4 Mensuração e anatomia dos anéis de crescimento	21
4.5 Período potencial de colonização (PPC)	23
4.6 Análise estatística	24
5. RESULTADOS	25
5.1 Florística de epífitas vasculares	25
5.2 Tempo de colonização epifítico	26
5.3 Relação entre as variáveis e a composição de epífitas	26
6. DISCUSSÃO	32
7. CONCLUSÃO	34
8. REFERÊNCIAS	34
9. MATERIAL SUPLEMENTAR	40

Lista de Tabelas

Tabela 1: Lista das espécies de Epífitas Vasculares presentes nas espécies de *Maclobium acaciifolium* e *Hevea spruceana* em floresta de igapó na Amazônia. (X) = com epífitas; (-) = sem epífitas.

Lista de Figuras

Figura 1: Localização da área de estudo onde foram realizados os inventários florísticos de epífitas vasculares e a coleta do material dendrológico no Parque Nacional do Jaú.

Figura 2: Anéis de crescimento identificados no lenho das espécies estudadas em floresta de igapós de água-preta na Amazônia Central (setas pretas): (a) *Hevea spruceana*; (b) *Maclobium acaciifolium*

Figura 3: Gráfico do período em que a árvore fica fora do período de inundação (Período potencial de Colonização).

Figura 4: Relação das variáveis estruturais de *Maclobium acaciifolium* destacando as relações significativas entre o período potencial de colonização (PPC) e taxa de incremento diamétrico (DIR), para riqueza e abundância de epífitas vasculares.

Figura 5: Relação das variáveis estruturais de *Hevea spruceana*, destacando as relações significativas entre o período potencial de colonização (PPC) e Taxa de incremento diamétrico (DIR) para a riqueza e abundância de epífitas vasculares.

Figura 6: Padrão de distribuição das epífitas em *M. acaciifolium*, Espécies ordenadas pela taxa de incremento diamétrico (DIR) dos forófitos.

Figura 7: Padrão de distribuição das epífitas em *M. acaciifolium*, Espécies ordenadas pelo período potencial de colonização (PPC) dos forófitos.

Figura 8: Padrão de distribuição vertical das epífitas no forofito *M. acaciifolium*, Espécies ordenadas pelo gradiente de altura (Height).

Figura 9: Padrão de distribuição das epífitas em *H. spruceana*, Espécies ordenadas pela taxa de incremento diamétrico (DIR) dos forófitos.

Figura 10: Padrão de distribuição das epífitas em *H. spruceana*, Espécies ordenadas pelo período potencial de colonização (PPC) dos forófitos.

Figura 11: Padrão de distribuição vertical das epífitas no forofito *H. spruceana*, Espécies ordenadas pelo gradiente de altura (Height).

1. APRESENTAÇÃO

As epífitas vasculares, definidas aqui como plantas dependentes de um suporte arbóreo (forófito) e que independem do solo em algum estágio do seu ciclo de vida, desempenham importantes funções na ciclagem de nutrientes e na manutenção da biodiversidade do dossel florestal (Benzing, 1990; Zotz & Hietz, 2001; Nadkarni, 1984). Elas fornecem recursos como água, flores, frutos, néctar e pólen para a fauna arbórea, além de criarem microambientes propícios para abrigo, reprodução e forrageamento (Benzing, 2004; Cestari, 2009). Além disso, as epífitas podem atuar como bioindicadores ecológicos, por serem altamente dependentes do substrato, da umidade e da sombra oferecidos pelas espécies arbóreas das comunidades que habitam (Dislich & Mantovani, 1998; Barthlott et al., 2001; Krömer et al., 2007). Dessa forma, seu estado de conservação pode refletir as condições ambientais e o grau de perturbação dos ecossistemas (Barthlott et al., 2001; Triana-Moreno et al., 2003; Couto et al., 2016).

As epífitas vasculares são altamente diversificadas, compondo aproximadamente 10% das plantas vasculares do mundo (Taylor et al., 2021). As espécies descritas compreendem aproximadamente 31.000, pertencentes a 79 famílias e 918 gêneros (Taylor et al., 2021). Esse número pode ser maior devido ao baixo número de coletas e inventários (Küper et al., 2004; Engemann et al., 2015; Leiva et al., 2020; Quaresma et al., 2022). Segundo Zotz et al., (2021), as cinco famílias mais representativas em espécies são: Orchidaceae (20.956 espécies), Bromeliaceae (1.943), Araceae (685), Gesneriaceae (616) e Marantaceae (569). Para a Amazônia, as famílias mais representativas são: Orchidaceae (67%), Bromeliaceae (11%) e Araceae (4%) (Marcusso et al., 2022; Quaresma et al., 2022).

Por manterem uma relação comensal com os forófitos, as características desses suportes determinam aspectos essenciais da ecologia das epífitas. A identidade taxonômica do forófito influencia a arquitetura da copa, fenologia foliar e a formação de micro-habitats importantes para a colonização, como bifurcações e axilas de ramos (Benzing, 1990; Hietz & Hietz-Seifert, 1995; Zotz & Vollrath, 2003). Nesse contexto a inclinação do tronco e dos ramos interfere na retenção de água e detritos, afetando o microclima local (Callaway et al., 2002). Enquanto a textura e rugosidade da casca são fundamentais, pois cascas espessas e rugosas retêm mais umidade e facilitam a fixação das plântulas (Vergara-Torres et al., 2010).

Ademais as propriedades químicas e físicas da casca como o pH, a porosidade, espessura, teor de umidade, capacidade de retenção e perda de água, em presença de

compostos secundários atuam como filtros ambientais à colonização epifítica (Zotz & Hietz 2001; Silva et al., 2023). Já a diversidade de micro-habitats e a fenologia do forófito afetam o regime de luz, umidade e fluxo de detritos nas copas (Zotz, 2007) e o diâmetro à altura do peito (DAP), a altura total e a idade das árvores se correlacionam positivamente com a riqueza de epífitas, por aumentarem a área e a estabilidade do substrato (Flores-Palacios & García-Franco 2006; Laube & Zotz 2006).

Entre os fatores acima destacados, a idade é um dos mais relevantes, embora de difícil mensuração, podendo ser estimada por meio de análises de crescimento baseadas na contagem de anéis de crescimento das árvores (Worbes, 2002). Tal abordagem é especialmente pertinente em florestas alagáveis amazônicas, onde a formação dos anéis anuais está associada ao pulso de inundação, que constitui uma variação cíclica e previsível do nível da água nos ecossistemas fluviais, resultando nas cheias e secas anuais (Worbes, 1989; Schöngart et al., 2002). Esse pulso hidrológico regula os fluxos de matéria, energia e organismos entre o rio e suas planícies de inundação, sendo um fator chave para a estrutura e funcionamento desses ecossistemas (Junk et al., 1989).

No contexto da Amazônia, o pulso de inundação determina fortemente a produtividade, a composição florística e as estratégias de vida das espécies vegetais e animais adaptadas ao regime de alagamento (Junk 1997; Junk et al., 2010). Durante o período de cheias, a baixa disponibilidade de oxigênio nos solos alagados compromete o transporte de água e nutrientes nas plantas, resultando na redução da atividade cambial e, conseqüentemente na formação de um anel de crescimento anual em muitas espécies arbóreas (Worbes 1984, 1989; Schöngart et al., 2002). Pelo fato de que parte do corpo das árvores estão inundados durante parte do ano, também diminui a área dessas árvores que podem ser colonizadas por epífitas vasculares, pois a inundação restringe o estabelecimento e desenvolvimento das espécies (Quaresma et al., 2018).

Além das características dos forófitos que geralmente influenciam diretamente a diversidade e composição de epífitas vasculares, a inundação afeta a disponibilidade e o tempo de exposição dos forófitos à colonização epifítica. Considerando esse contexto, esta dissertação investigou como determinadas características dos forófitos influenciam a ecologia de epífitas vasculares em florestas alagáveis da Amazônia. Partimos da premissa de que a idade das árvores, por representar maior tempo disponível para colonização, e o diâmetro, por refletir maior área de substrato, são fatores chave para explicar os padrões de riqueza, abundância e composição das epífitas vasculares nesses ambientes. Porém, examinamos também a influência da altura da árvore, da taxa de incremento diamétrico e do tempo que a árvore levou para crescer e “escapar”

da inundação (tempo real de colonização), através de Modelos Lineares Generalizados.

Assim, fizemos duas perguntas norteadoras: 1) Como a idade, tempo real de colonização (RTC), diâmetro altura do peito (DAP), taxa de incremento diamétrico (DIR) e altura das árvores influenciam a riqueza, abundância e composição de epífitas vasculares em florestas alagáveis da Amazônia Central? 2) Qual a idade mínima que uma árvore necessita para que as epífitas vasculares consigam se estabelecer nas florestas alagáveis da Amazônia Central?

2. OBJETIVOS

Objetivo geral

- Relacionar o crescimento das espécies arbóreas *Macaranga acaciifolium* (Benth.) (Fabaceae) e *Hevea spruceana* (Euphorbiaceae) com a riqueza, abundância e composição de epífitas vasculares em florestas alagáveis de igapó de águas pretas na Amazônia brasileira.

Objetivos específicos

- Determinar a idade por meio da análise dos anéis de crescimento para *M. acaciifolium* e *Hevea spruceana* em florestas de igapó;
- Verificar a composição florística de epífitas vasculares nos forófitos analisados de *M. acaciifolium* e *H. spruceana*;
- Relacionar a idade, altura, DAP, DIR, RTC dos forófitos *M. acaciifolium* e *H. spruceana* com os padrões de riqueza, abundância e composição de epífitas hospedadas.

Capítulo Único

Epífitas vasculares necessitam longos períodos para colonizar forófitos em florestas alagáveis de igapó na Amazônia Central.

Dayanne Gomes Alves^{1,2}, Jochen Schöngart², Florian Wittmann³, Adriano Quaresma²

D.G. ALVES¹; J. SCHÖNGART³; F. WITTMANN²; A.C. QUARESMA¹

¹ Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Programa de Pós-graduação em Botânica, Av. André Araújo, 2936, Aleixo, Manaus, AM, Brasil.

² Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Grupo MAUA - Ecologia, monitoramento e uso sustentável de áreas úmidas, Av. André Araújo, 2936, Aleixo, Manaus, AM, Brasil.

³ Karlsruhe Institute of Technology - KIT, Department of Wetlands Ecology – Germany

Resumo

Epífitas vasculares desempenham funções ecológicas importantes, como a oferta de abrigo e alimento para diversos organismos, ciclagem de nutrientes e bioindicadoras ambientais. Apesar disso, sua ecologia permanece pouco estudada, especialmente em ambientes alagáveis como as florestas de igapó. Sabe-se que características das árvores suportes (forófitos), como tamanho e idade, influenciam a riqueza e a composição das epífitas, com árvores maiores e mais antigas oferecendo maior área de colonização e mais tempo de exposição aos diásporos. Árvores jovens tendem a apresentar menos estrutura e estabilidade para sustentar essas plantas. Medidas como o diâmetro à altura do peito (DAP), altura e área da copa têm sido amplamente utilizadas como proxies do potencial de colonização, mas a idade real da árvore, variável mais diretamente relacionada ao tempo de exposição, é raramente considerada devido à complexidade de sua estimativa. Esse trabalho analisou como a idade, o período potencial de colonização (PPC) definido como o intervalo necessário para a árvore crescer acima da cota máxima de inundação e, assim, tornar-se efetivamente disponível para a colonização epifítica, o DAP, a taxa de incremento diamétrico (TID) e a altura influenciam a riqueza, abundância e composição de epífitas vasculares em uma floresta de igapó localizada no Parque Nacional do Jaú, Amazônia central. Foram amostradas árvores de duas espécies (*Maclobium acaciifolium* e *Hevea spruceana*) com DAP ≥ 10 cm, nas quais todas as epífitas vasculares foram identificadas e quantificadas. A coleta incluiu o uso de câmera e binóculo, além de escaladas para alcançar a copa. A idade das árvores foi determinada por meio de análise de anéis de crescimento obtidos por trado de incremento, utilizando o sistema LINTAB com precisão de 0,01 mm. Foram registrados 759 indivíduos epifíticos, distribuídos em 29 espécies, 14 gêneros e 7 famílias. *Hevea spruceana* apresentou idade entre 36 e 157 anos, com início da colonização epifítica aos 44 anos. Já *Maclobium acaciifolium* variou de 47 a 190 anos, com colonização iniciando aos 52 anos. Modelos lineares generalizados (GLMs) indicaram que o modelo com RTC e DIR para *M. acaciifolium* melhor explicou a variação de riqueza ($D^2 = 35,8\%$) e da abundância ($D^2 = 49,1\%$) de epífitas. Da mesma forma, esses mesmos preditores melhor explicaram a variação na riqueza ($D^2 = 33,2\%$) e abundância ($D^2 = 38\%$) de epífitas em *H. spruceana*... Os resultados evidenciam o longo tempo de recuperação da flora epifítica em florestas de igapós e reforça que a conservação de árvores grandes, antigas e com crescimento vigoroso é fundamental para a manutenção da diversidade de epífitas vasculares em florestas alagáveis.

Palavras-chaves: Anéis de crescimento, Período potencial de colonização, Forófitos, *Hevea spruceana*, *Maclobium acaciifolium*

Abstract

Vascular epiphytes play important ecological roles, such as providing shelter and food for various organisms, contributing to nutrient cycling, and serving as environmental bioindicators. Despite their importance, their ecology remains poorly studied, especially in floodplain environments such as *igapó* forests. It is known that characteristics of host trees (phorophytes), such as size and age, influence epiphyte richness and composition, with larger and older trees offering greater colonization area and longer exposure time to diaspores. Younger trees tend to present less structure and stability to support these plants. Measures

such as diameter at breast height (DBH), height, and crown area have been widely used as proxies for colonization potential, but the actual age of the tree — a variable more directly related to exposure time — is rarely considered due to the complexity of its estimation. This study analyzed how tree age, the potential colonization period (PCP) — defined as the time required for a tree to grow above the maximum flood level and thus become effectively available for epiphytic colonization — DBH, diameter increment rate (DIR), and height influence the richness, abundance, and composition of vascular epiphytes in an *igapó* forest located in Jaú National Park, Central Amazonia. Trees of two species, *Macrolobium acaciifolium* and *Hevea spruceana*, with DBH ≥ 10 cm, were sampled, and all vascular epiphytes were identified and quantified. Sampling involved the use of a camera and binoculars, as well as climbing to access the canopy. Tree age was determined through growth ring analysis obtained with an increment borer, using the LINTAB system with 0.01 mm precision. A total of 759 epiphytic individuals were recorded, distributed among 29 species, 14 genera, and 7 families. *Hevea spruceana* presented ages ranging from 36 to 157 years, with epiphytic colonization beginning at 44 years. *Macrolobium acaciifolium* ranged from 47 to 190 years, with colonization starting at 52 years. Generalized Linear Models (GLMs) indicated that the model including PCP and DIR best explained the variation in epiphyte richness ($D^2 = 35.8\%$) and abundance ($D^2 = 49.1\%$) for *M. acaciifolium*. Similarly, the same predictors best explained the variation in richness ($D^2 = 33.2\%$) and abundance ($D^2 = 38\%$) for *H. spruceana*. The results highlight the long recovery time of epiphytic flora in *igapó* forests and reinforce that the conservation of large, old, and vigorously growing trees is essential for maintaining the diversity of vascular epiphytes in floodplain forests.

Keywords: Growth rings, Potential colonization period, Phorophytes, *Hevea spruceana*, *Macrolobium acaciifolium*.

3. INTRODUÇÃO

Epífitas vasculares são plantas que vivem parte ou todo seu ciclo de vida sobre outras plantas (forófitos), sem parasitá-las (Benzing 1990; Zotz et al., 2021). Esse grupo de plantas representa uma importante contribuição à diversidade biológica das florestas tropicais (Breier 2005), além de possuírem importante papel ecológico nas comunidades em que são encontradas, disponibilizando recursos como água, flores, frutos, néctar e pólen para os animais que habitam as árvores além de formarem microambientes favoráveis ao abrigo, à reprodução e à busca por alimento (Benzing 2004; Cestari 2009).

Por haver uma dependência das epífitas ao suporte arbóreo (forófito), muitos estudos tentaram entender a influência do forófito na estrutura dessa assembleia de plantas. Aspectos como a físico-química e a rugosidade da casca (Mehlreter et al., 2005, 2014; Hernández-Pérez et al. 2018, Elias et al. 2021; Silva et al. 2023), quantidade de ramos (De la Rosa-Manzano et al. 2019; Callaway et al., 2002), número de microhabitats (Seto et al. 2024), fenologia (Zotz 2007), direção do vento (De la Rosa-Manzano et al. 2019), e capacidade de retenção de água pela casca (Zotz e Tyree 1996) já foram relatadas como parte das variáveis determinantes da riqueza, abundância e composição

de epífitas vasculares.

Um dos padrões mais bem documentado nas regiões tropicais é a influência do tamanho e da idade do forófito nos padrões ecológicos de epífitas (Flores-Palacios; García-Franco 2006; Zotz e Vollrath 2003; Wagner et al., 2020; Zhao et al., 2015). Sabe-se que o tamanho e a idade das árvores influenciam a riqueza e composição de epífitas vasculares, com árvores maiores e mais velhas abrigando mais epífitas devido à maior superfície e tempo de exposição aos diásporos. Em contrapartida, árvores jovens carecem de estrutura adequada, como cascas rugosas e galhos grossos para sustentação das plantas. (Dislich 1996; Callaway et al., 2002; Medeiros et al., 2014; Wagner et al., 2015).

Enquanto a relação com o tamanho do forófito é relativamente fácil de ser estabelecida (usando medidas como DAP, altura, tamanho dos ramos, área da copa, entre outros), a relação com a idade dos forófitos é mais desafiadora, pois exige anos de monitoramento em campo. Assim, a maioria dos trabalhos estabelece uma relação entre a idade e os padrões epifíticos, porém assumindo que a idade em geral é diretamente proporcional ao tamanho do forófito (Chave et al., 2005; Rozendaal et al., 2010; Wallace 1981; Zimmerman 1992; Dislich 1996; Rolstad & Rolstad 1999; Snäll, Ribeiro & Rydin 2003; Kantvilas & Jarman 2004; Flores-Palacios & Garcia-Franco 2006; Zhão et al., 2015; Klein 2018; Wang et al., 2017; Quaresma et al., 2020). No entanto, essa relação pode ser imprecisa, onde o crescimento das árvores é altamente influenciado por fatores ambientais, competição e distúrbios passados, o que faz com que árvores de mesmo porte possam ter idades muito distintas (Schöngart et al., 2017; Brien et al., 2016).

No entanto, a idade de forófitos pode ser estimada por meio da contagem de anéis de crescimento que são anualmente formados no xilema das árvores (angiospermas). Porém, poucos estudos buscaram investigar diretamente a relação entre a idade do forófito e os padrões epifíticos e a maioria dos estudos foi realizada em florestas temperadas, onde a formação anual dos anéis de crescimento é evidente (Schweingruber 1988; Johansson et al., 2007). Por exemplo, um trabalho em florestas de freixo no sul da Suécia relatou um aumento na riqueza de epífitas em árvores com mais de 65 anos de idade, aplicando a contagem dos anéis de crescimento. Por muito tempo florestas tropicais foram uma fronteira para aplicar estudos baseados em anéis de crescimento (Worbes 2002), porém nas últimas décadas o número de abordagens multidisciplinares aumentou de forma expressiva (Schöngart et al., 2017; Groenendijk et al., 2025). Mesmo assim, apenas um estudo relacionou a idade dos forófitos com a diversidade e composição de epífitas vasculares (Zotz & Vollrath (2003), relatando que a riqueza e composição da flora epifítica da palmeira *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl

mudou consideravelmente ao longo do tempo, refletindo uma sucessão epifítica. Contudo, esses resultados se basearam em observações durante seis anos de monitoramento, o que pode limitar o entendimento temporal dessa relação.

As florestas alagáveis da Amazônia Central são um modelo ideal para estudar a relação entre a idade de árvores e epífitas vasculares. Primeiro pela evidência da formação de anéis anuais de crescimento de muitas espécies arbóreas em consequência das condições anóxicas geradas pelas longas inundações previsíveis e regulares – o pulso de inundação (Worbes 1989; Schöngart et al., 2002, 2005). Segundo, pelos estudos já realizados com epífitas vasculares nestes ambientes (Quaresma et al., 2018; 2020; Silva et al., 2023). Além disso, florestas alagáveis da Amazônia acrescentam uma dimensão adicional ao entendimento da colonização por epífitas vasculares. Nessas formações, parte do corpo das árvores permanece inundada durante parte significativa do ano, o que limita a área disponível para o estabelecimento e desenvolvimento dessas plantas, uma vez que a presença de água restringe a colonização (Quaresma et al., 2018). Além disso, é importante considerar que, ao longo da vida da árvore, ela pode permanecer totalmente submersa por um período considerável (Parolin, 2002; Parolin et al., 2004). Isso significa que o tempo em que a árvore está efetivamente "disponível" para ser colonizada por epífitas não equivale à sua idade total, mas sim ao intervalo em que conseguiu crescer o suficiente para se manter acima da cota máxima de inundação. Dessa forma, árvores que apresentam taxas de crescimento mais aceleradas e que ultrapassam mais rapidamente essa cota teriam maior probabilidade de serem colonizadas por epífitas, refletindo em níveis mais elevados de riqueza e abundância dessas espécies.

Nesse trabalho, partimos da premissa de que a idade e o diâmetro à altura do peito (DAP) das árvores são fatores fundamentais para a estruturação das comunidades de epífitas vasculares, uma vez que a idade representa o tempo disponível para colonização e o diâmetro reflete a área potencial para o estabelecimento dessas plantas. No entanto, incorporamos também outras variáveis estruturais, como a altura total da árvore, a taxa de incremento diamétrico (DIR) e o Período potencial de colonização (PPC) — este último definido como o período em que as áreas de colonização dos forófitos ultrapassam a cota máxima de inundação e, assim, tornar-se efetivamente disponível para a colonização epifítica. Para investigar essas relações, utilizamos análises de anéis de crescimento para estimar a idade das árvores e aplicamos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) para avaliar como essas variáveis influenciam a riqueza, abundância e composição das epífitas vasculares. O estudo foi guiado por duas

perguntas principais: (1) Qual a idade mínima necessária para que um forófito permita o estabelecimento de epífitas vasculares em ambientes alagáveis? e (2) Como a idade, o RTC, o DAP, o DIR e a altura dos forófitos influenciam a riqueza, abundância e a composição das comunidades epífita?

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Área de estudo

O estudo foi realizado nas florestas de igapó de água preta no Parque Nacional do Jaú (PARNA do Jaú), localizado entre os municípios de Barcelos e Novo Airão, a 220 km da cidade de Manaus (Figura 1).



Figura 1: Localização da área de estudo onde foram realizados os inventários florísticos de epífitas vasculares e a coleta do material dendrológico no Parque Nacional do Jaú.

O PARNA do Jaú abrange uma área de 719.800 hectares e é drenado pelos rios Jaú, Carabinani e Unini, afluentes da margem direita do Rio Negro (Ferreira 2000). Apresenta um clima do tipo Af tropical úmido (Álvares et al., 2013), com temperatura média anual de 26 a 27 °C, e a precipitação média anual varia de 2.400 a 2.800mm, dados climáticos calculados para a região do estudo do período 1982-2017. (Carvalho et al., 2021). O período chuvoso ocorre de dezembro a maio, enquanto a estação seca ocorre entre julho a novembro. Com o regime hidrológico exibindo um pulso de inundação monomodal, com amplitude média anual de 10,8 m (Carvalho et al., 2021); os níveis de água mais altos são registrados em junho e

julho, e os mais baixos em outubro e novembro (Ferreira 2000). A floresta de igapó da região apresenta solos formados por sedimentos terciários antigos, com predominância de solos argilosos cauliniticos, além de extensas áreas dominadas por solos arenosos, claros e pobres em nutrientes, conhecidos como podzóis. (Junk et al., 2015).

Na região amazônica, os principais tipos de florestas alagáveis são as várzeas, influenciadas por rios de águas barrentas e ricas em sedimentos, e os igapós alagados por rios de água pretas ou claras (Prance 1979, Junk et al., 2011). Os igapós de água preta consistem em florestas de solos arenosos, extremamente pobres em nutrientes, intremeados por praias fluviais (Prance 1978), apresentam pH baixo, variando geralmente entre 3,5 e 5,0, em razão da alta concentração de compostos orgânicos dissolvidos e da baixa fertilidade dos solos” (Sioli, 1984; Junk et al., 2015). Sua origem vem dos escudos das Guianas e do Brasil Central (Sioli 1984).

4.2 Descrição das espécies forofíticas

Maclobium acaciifolium (Benth.) Benth é uma Fabaceae (Caesalpinoideae), dominante em ecossistemas de igapó, semidecídua, popularmente conhecida como arapari, é uma espécie especialista de áreas alagáveis (Householder et al. 2024) e hiperdominante na Amazônia (ter Steege et al. 2013), A espécie possui relevante importância econômica, ecológica e medicinal. O fato de desenvolver anéis de crescimento bastante distintos e alcançar idades elevadas (em torno de 500 anos em igapós de águas pretas), faz da *M. acaciifolium* uma espécie adequada a estudos dendrocronológicos (Schöngart et al., 2005). Além disso, a espécie demonstrou elevada relevância ecológica como forófito para epífitas vasculares, sendo destacada por Silva et al., (2023), que registraram, em seu inventário, a ocorrência de 28 espécies e 139 indivíduos associados a ela. A madeira possui densidade aproximada de 0,39-0,43 g/cm³ (Schöngart et al. 2005). Espécie adaptada ao pulso anual de inundação, sua fenologia é sincronizada com o regime hidrológico, com a queda foliar, floração e frutificação ocorrendo em fases específicas do ciclo das águas, seus frutos são do tipo legume, indeiscentes, hidrocóricos e têm a capacidade de germinar após flutuarem por até 36 dias o que favorece a colonização de bancos de sedimentos recém-expostos durante a vazante (Barnett et al., 2015). Estudos indicam que a espécie apresenta taxas médias de crescimento em diâmetro entre 2 a 5 mm por ano, com forte dependência do regime de inundação, sendo o crescimento radial limitado em períodos de alagamento prolongado (Schöngart et al., 2002).

Hevea spruceana (Benth.) Müll.Arg. é uma Euphorbiaceae, conhecida popularmente como seringa barriguda, é uma espécie decídua e ocorre frequentemente no estrato

superior de florestas de igapó e várzea baixa em estágio tardio de sucessão. (Wittmann et al., 2006a). De acordo com o inventário de Silva et al., (2023), a espécie desempenha um papel relevante como forófito, abrigando uma comunidade epifítica composta por 23 espécies e 83 indivíduos. A espécie possui uma importância ecológica devido à sua casca rugosa e durável, serve como substrato ideal para o estabelecimento de epífitas vasculares, especialmente em ambientes como os igapós de água preta, onde há escassez de substratos adequados em níveis intermediários da floresta (Silva et al., 2023). Possui uma madeira leve, com densidade média de 0,33 a 0,35 g/cm³ (Wittmann et al., 2006a). Seus frutos são cápsulas trilobadas contendo sementes que são frequentemente utilizadas para confecção de artesanatos (Wittmann et al., 2010). Sua fenologia é fortemente controlada pelo pulso de inundação, com a abscisão foliar e a dormência cambial ocorrendo durante o período de cheia, enquanto o crescimento radial e o brotamento foliar concentram-se na fase de águas baixas (Schöngart et al., 2002; Resende et al., 2014). As taxas de incremento em diâmetro de *H. spruceana* variam de acordo com a duração da submersão e com a disponibilidade de luz, sendo maiores em microhabitats com alagamento menos intenso (Resende et al., 2014). A dispersão das sementes ocorre de forma hidrocórica, aproveitando a flutuação durante o pico da cheia para colonizar áreas recém-expostas na vazante (Piedade et al., 2022). Trata-se de uma espécie considerada comum e bem adaptada às florestas de igapó, contribuindo significativamente para a estrutura e dinâmica dessas formações (Salis et al., 2022).

4.3 Coleta de dados em campo

Foram amostrados 50 indivíduos de *M. acaciifolium* e 50 indivíduos de *H. spruceana* totalizando 100 indivíduos de diferentes diâmetros. A coleta das amostras dendrológicas e o inventário das epífitas foram realizados em janeiro de 2024, contemplando indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 10 cm. Esse critério foi adotado com base na constatação de que, nas espécies arbóreas selecionadas, as epífitas não ocorrem em forófitos com DAP inferior a 10 cm. Para cada árvore amostrada, também foi mensurada sua altura total. Os indivíduos amostrados estavam submetidos a inundações variando de 6 a 8 m de profundidade, que constitui a faixa de ocorrência das duas espécies. A altura da inundação em cada árvore é indicada por uma marca da água visível no tronco deixada pela última cheia. Tanto a altura da inundação como a estimativa da altura da árvore foram realizadas com o auxílio de uma vara de 10 metros de altura. Para a análise dos anéis de crescimento das espécies forofíticas, foi retirado um cilindro de

madeira de cada árvore, coletado com auxílio de trados de incremento de 40 cm (Långsele) de 5 mm de diâmetro interno, que foram inseridos nos fustes na altura de 100-130 cm acima do solo.

As epífitas vasculares presentes nessas árvores foram amostradas, quantificadas e identificadas. A amostragem foi realizada com o auxílio de binóculo (Bushnell, H2O Waterproof, straight barrel, 10 × 42, FOV 305FT) e câmera fotográfica com lente close-up, marca Canon EOS Rebel T5 observando cada árvore a partir de dois ângulos opostos, de modo a abranger toda a sua extensão e evitar contagens duplicadas. Árvores cuja copa não pôde ser adequadamente observada a partir do solo, foram acessadas em forma de escaladas técnicas, tanto para garantir a amostragem completa quanto para a coleta de exemplares que não puderam ser identificados *in loco*. Para classificação das espécies de epífitas seguimos o sistema de classificação da APG IV (Angiosperm Phylogeny Group 2016) e PPG I (Pteridophyte phylogeny Group 2016) para classificação de samambaias e licófitas e usamos nomes aceitos de acordo com a lista de espécies da flora Brasil (Lista de Espécies da Flora do Brasil 2020).

4.4 Mensuração e anatomia dos anéis de crescimento

Os cilindros de madeira extraídos foram colados com o corte transversal exposto para cima em um suporte de madeira e transportados para o laboratório do Grupo Ecologia e Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas- MAUA/INPA, onde foram acondicionados. Posteriormente, foram devidamente lixados e polidos com lixas de papel em diferentes granulometrias, seguindo uma sequência progressiva de 80 até a granulação de 1200, para possibilitar a visualização macroscópica da anatomia da madeira e em seguida análise e mensuração dos anéis de crescimento.

As estruturas anatômicas das amostras de madeira foram analisadas para identificar os limites dos anéis de crescimento segundo a classificação comumente utilizada na dendrocronologia de espécies tropicais de Coster (1928) e adaptada por Worbes (1995). Para as espécies *M. acaciifolium* seus anéis são limitados por parênquima marginal e densidade da madeira e *H. spruceana*, os anéis foram classificados como variações intra- anuais da densidade da madeira, conforme apresentado na figura 2.

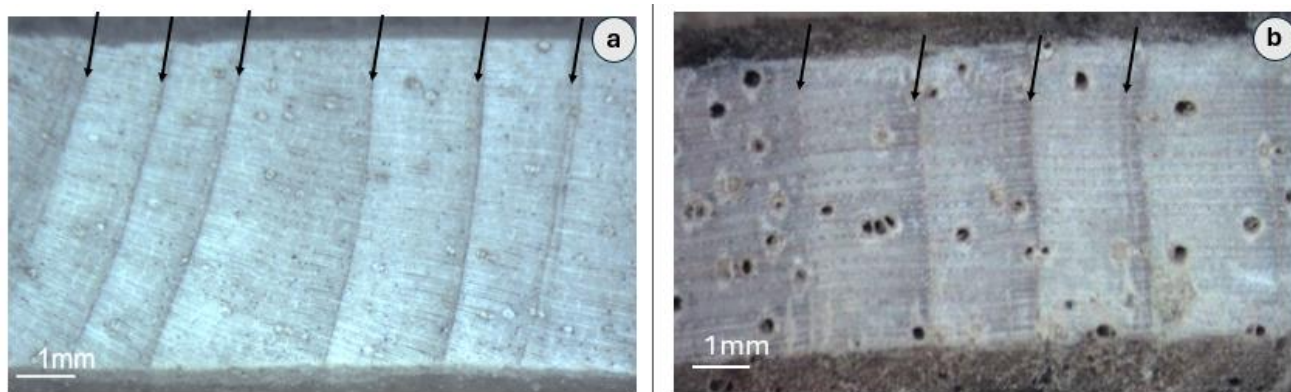


Figura 2. Anéis de crescimento identificados no lenho das espécies estudadas em floresta de igapós de água-preta na Amazônia Central (setas pretas): (a) *Hevea spruceana* - seus anéis são limitados pela densidade da madeira; (b) *Macaranga acaciifolia* - seus anéis de crescimento são limitados por parênquima marginal e densidade da madeira.

A delimitação dos anéis de crescimento nas amostras foi realizada manualmente com o auxílio de um microscópio estereoscópico para melhor visualização das estruturas lenhosas, utilizando um lápis para marcar os limites visíveis de cada anel, observando-se também a presença de anomalias anatômicas como anéis falsos, anéis ausentes, anéis múltiplos parciais e deformações por injúrias, que poderiam comprometer a precisão da contagem anual dos anéis. A largura dos anéis foi medida com precisão de 0,01 mm, utilizando um medidor eletrônico digital de alta precisão (LINTAB, Rinntech, Alemanha), acoplado ao software TSAP-Win (Time Series Analysis and Presentation, Rinntech, Alemanha), que gerou curvas individuais de incremento radial para cada árvore analisada, para as curvas de diâmetro que não possuíam medula foram feitas a estimativa de idade através da comparação por árvores similares. (Worbes et al., 2003; Schöngart et al., 2005).

Os incrementos diamétricos (Silva et al., 2006), são o aumento no diâmetro do tronco de uma árvore ao longo do tempo. A largura dos anéis de crescimento (incremento radial) foi multiplicado por dois para obter taxas de incremento diamétrico (DIR) (Schöngart 2008).

4.5 Período potencial de colonização (PPC)

O período potencial de colonização (PPC) refere-se ao período efetivo em que o forófito esteve disponível para a colonização por epífitas vasculares. Esse tempo foi estimado com base na relação entre a altura e o diâmetro do forófito, combinada com curvas de crescimento cumulativas e com a cota de inundação do ambiente. No Gráfico 3 são apresentadas as curvas cumulativas individuais de cada forófito. Nota-se que indivíduos com a mesma idade podem exibir diâmetros distintos, indicando que árvores de igual idade não necessariamente possuem o mesmo DAP. Essa variação decorre das diferentes taxas de crescimento radial entre indivíduos, influenciadas por condições ambientais, disponibilidade de recursos e características específicas de cada espécie.

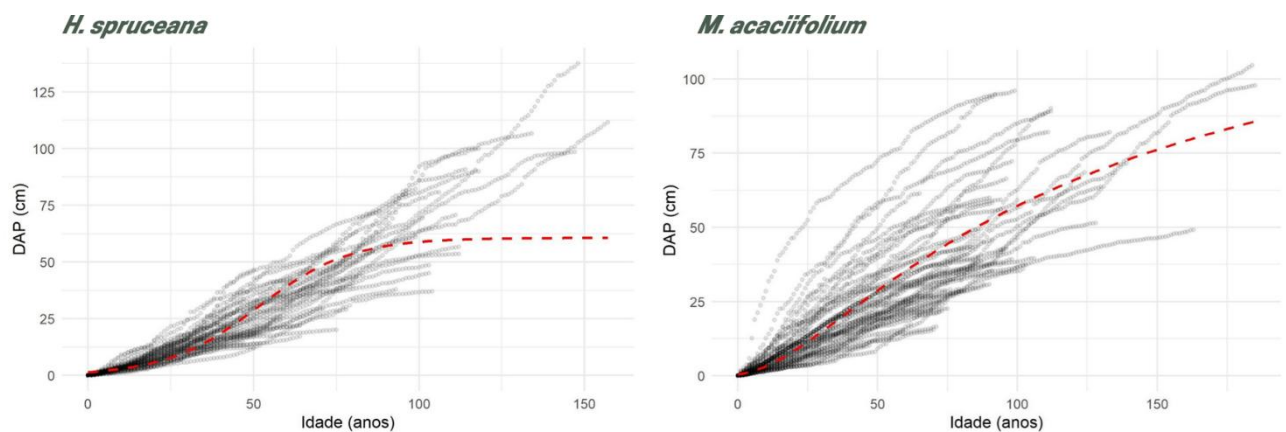


Figura 3: Gráfico das curvas cumulativas individuais de cada forófito, do diâmetro e idade de cada espécie.

No passo dois foram feitos os ajustes dos modelos dos anéis de crescimento entre altura e diâmetro, utilizando a relação hipsométrica da altura total e dap ajustados com as curvas individuais de incremento diamétrico para cada árvore individualmente.

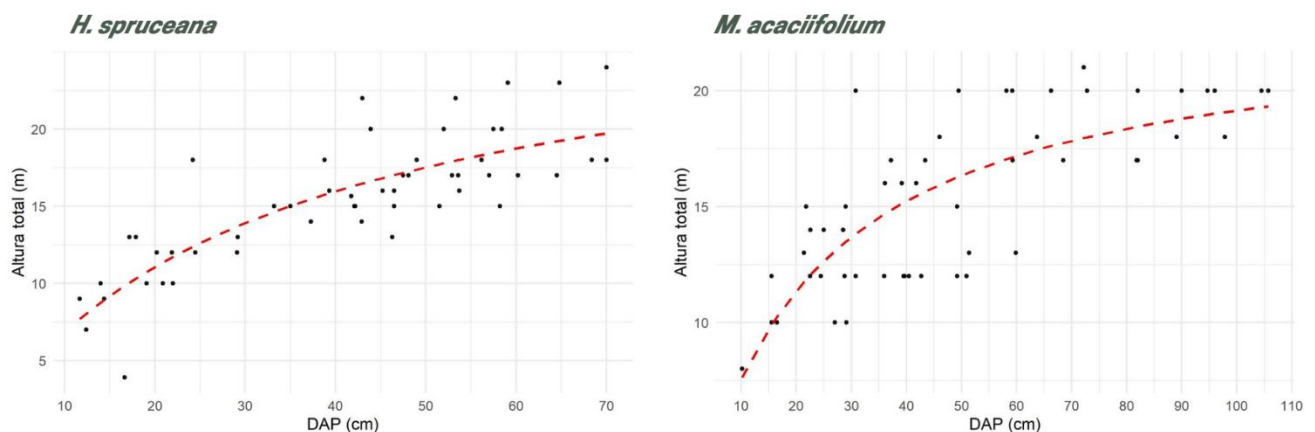


Figura 4: Gráfico da relação hipsométrica da altura total e dap ajustados com as curvas individuais de incremento diamétrico para cada árvore individualmente.

O período potencial de colonização, representado no gráfico 5 é formada a curva média em crescimento e altura para as duas espécies, a linha amarela representa o desvio padrão da inundação, tempo disponível para colonizar.

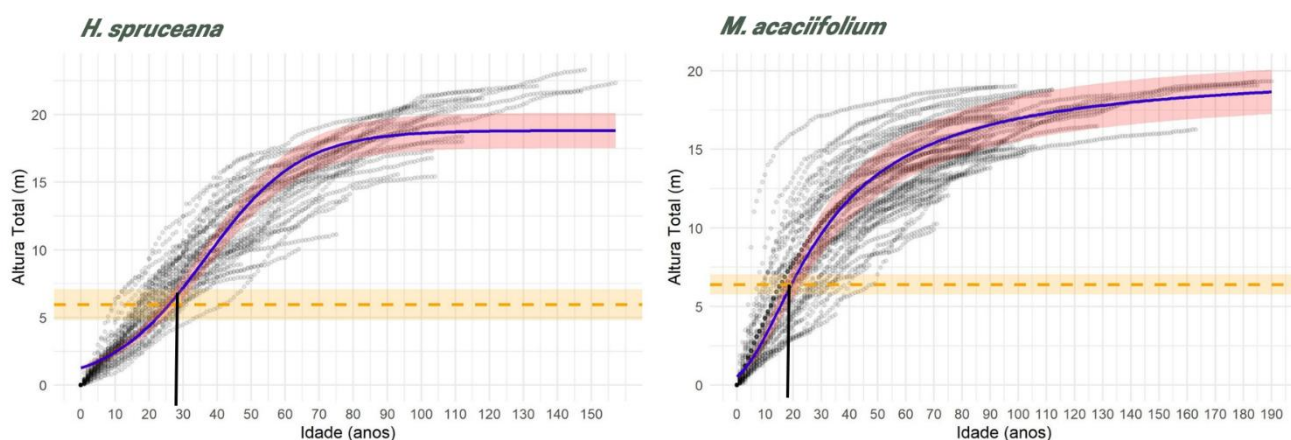


Figura 5: Gráfico mostrando o período potencial de colonização, período efetivo em que o forófito esteve disponível para a colonização por epífitas vasculares.

4.6 Análise estatística

Para testarmos a influência das variáveis dos forófitos nas epífitas, utilizamos modelos lineares generalizados (GLMs) com binomial negativo, pois os dados não apresentaram uma distribuição normal (Broelker et al. 2009; Bates et al. 2014). Selecionamos as variáveis com base nos critérios ecológicos, estatísticos e de parcimônia, onde inicialmente foi realizada uma análise exploratória dos dados, avaliando a distribuição das variáveis, a presença de colinearidade por meio do cálculo dos VIFs (Variance Inflation Factors) e a relação entre os preditores (riqueza e abundância de epífitas vasculares) e a variável resposta (idade, tempo real de colonização (RTC), diâmetro a altura do peito (DAP), taxa de incremento diamétrico (DIR) e altura. Em seguida, variáveis com alta correlação entre si foram avaliadas, mantendo-se nos modelos apenas aquelas com maior plausibilidade ecológica ou valor explicativo. A partir desse conjunto reduzido, foi empregada a estratégia de seleção de modelos com base no critério de informação de Akaike (AIC), utilizando a abordagem 'stepwise' e comparações manuais individualmente de modelos candidatos. Esse procedimento permitiu a identificação do modelo mais parcimonioso, ou seja, aquele que apresentou o melhor equilíbrio entre complexidade e poder explicativo.

As variações na composição de espécies foram analisadas por meio de métodos multivariados, utilizando um gráfico de ordenação - Genérico que representa a densidade relativa de epífitas em função das três variáveis dos forófitos: altura (height), taxa de incremento diamétrico (DIR) e tempo real de colonização (RTC). Todas as análises foram

realizadas utilizando o Software R Core Team (2020), com pacotes indicados: Visreg (Modelos lineares generalizados), Vegan (Gráficos de ordenação).

5. RESULTADOS

5.1 Florística de epífitas vasculares

Foram registrados um total de 759 indivíduos epifíticos, distribuído em sete famílias, 14 gêneros e 29 espécies de epífitas vasculares (Tabela 1). Para *H. spruceana* foram registrados 22 espécies e 304 indivíduos epifíticos e para *M. acaciifolium* registramos 21 espécies e 455 indivíduos. Orchidaceae foi mais rica em espécies (17 spp., 58,6%), seguida de Bromeliaceae (2 spp., 6,9%) e Polypodiaceae (2 spp.). Os gêneros *Epidendrum* L. (Orchidaceae, 8 spp.), *Micrograma* (Polypodiaceae), *Orleanesia* (Orchidaceae) e ambas com duas espécies foram os mais ricos. A espécie mais abundante foi *Polysthachya stenophylla* Schltr. (Orchidaceae) com 149 indivíduos, representando 19,6% de todos os indivíduos amostrados. Outras espécies representativas foram *Polysthachya foliosa* (Hook.) Rchb.f. (Orchidaceae) (127 ind.), *Epidendrum nocturnum* Jacq. (Orchidaceae) (81 ind.), *Cattleya violacea* (Kunth) Rolfe. (Orchidaceae) (71 ind.), *Brassavola martiana* Lindl. (Orchidaceae) (67 indiv.) e *Epidendrum rigidum* Jacq. (Orchidaceae) (63 ind.). Juntas essas seis espécies concentram 73,51% do número total de indivíduos.

Tabela 1: Lista das espécies de epífitas vasculares presentes nas espécies de forófitos *Macrobium acaciifolium* e *Hevea spruceana* em floresta de igapó na Amazônia central.

Espécies	Nº de indivíduos <i>Hevea spruceana</i>	Nº de indivíduos <i>Macrobium acaciifolium</i>
<i>Aechmea setigera</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	-	2
<i>Aechmea mertensii</i> (G.Mey.) Schult. & Schult.f.	1	-
<i>Asplenium</i> sp.	1	-
<i>Brassavola martiana</i> Lindl.Lindl.	37	29
<i>Cattleya violacea</i> (Kunth) Rolfe	19	51
<i>Christensonella uncata</i> (Lindl.) Szlach. et al.	-	1
<i>Clusia</i> sp.	1	-
<i>Codonanthopsis crassifolia</i> (H. Focke) Chautems & Mat. Perret	24	-
<i>Epidendrum bahiense</i> Rchb.f.	15	33
<i>Epidendrum carpophorum</i> Barb.Rodr.	2	1
<i>Epidendrum compressum</i> Griseb.	-	1
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	47	34
<i>Epidendrum rigidum</i> Jacq.	41	22
<i>Epidendrum</i> sp.	9	6
<i>Epidendrum</i> sp2.	25	12
<i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb.f.	28	2
<i>Galeandra devoniana</i> M.R.Schomb. ex Lindl.	-	2

<i>Microgramma</i> sp.	1	-
<i>Microgramma baldwinii</i> Brade	3	2
<i>Octomeria</i> sp	-	1
<i>Thaumatophyllum solimoesense</i>	1	-
<i>Orleanesia amazonica</i> Barb.Rodr.	2	2
<i>Orleanesia</i> sp	1	-
<i>Thaumatophyllum solimoesense</i> A.C.Sm.	8	8
<i>Polystachya foliosa</i> (Hook.) Rchb.f.	10	118
<i>Polystachya stenophylla</i> Schltr.	28	121
<i>Prosthechea fragrans</i> (Sw.) W.E.Higgins	-	1
<i>Prosthechea</i> sp.	-	4
<i>Maxillaria subrepens</i> (Rolfe) Schuit. & M. W. Chase	1	-

5.2 Tempo de colonização epifítico.

A idade média e o desvio padrão dos indivíduos de *H. spruceana* foram de $86,9 \pm 30$ anos. A idade mínima foi de 36 anos e a idade máxima foi de 157 anos. As espécies epifíticas começaram a colonizar esse forófito a partir dos 44 anos do seu desenvolvimento, onde foram registradas duas espécies (*Epidendrum* sp2 e *Brassavola martiana* Lindl.Lindl.).

Para *M. acaciifolium* a idade média e o desvio padrão foram de $98,7 \pm 30,8$ anos com idade mínima de 47 anos e a máxima de 190 anos. As epífitas começaram a colonizar esse forófito a partir de 52 anos, com as espécies *Epidendrum nocturnum* Jacq. e *Cattleya violacea* (Kunth) Rolfe.

5.3 Relação entre as variáveis e a composição de epífitas

Além da idade, já apresentada acima, em *H. spruceana* o DAP variou de $41,7 \pm 16,6$, a altura variou de $15,6 \pm 3,9$, o período potencial de colonização (PPC) variou de $51,2 \pm 15,9$ e o Incremento diamétrico variou de $0,9 \pm 0,3$. Já em *M. acaciifolium*, O DAP variou de $49,2 \pm 25,6$, a altura variou de $15,3 \pm 3,5$, o potencial de colonização (PPC), variou de $80,4 \pm 34,2$ e Incremento diamétrico variou de $0,5 \pm 0,2$.

Nas análises de GLM para a espécie *M. acaciifolium* (Material suplementar Tabela 2), o modelo que melhor explicou a variação na riqueza de epífitas vasculares foi o que incluiu o tempo real de colonização e a Taxa de incremento diamétrico ($D^2 = 35,8\%$), sendo significativo tanto para PPC ($p=0.010$; Figura 4A) quanto para DIR ($p=0.0004$; Figura 4B); Da mesma forma, esse modelo também explicou melhor a variação na abundância de epífitas ($D^2 = 49,1\%$), com o PPC ($p=0.0001$; Figura 4C) e DIR ($p=0.0017$; Figura 4D).

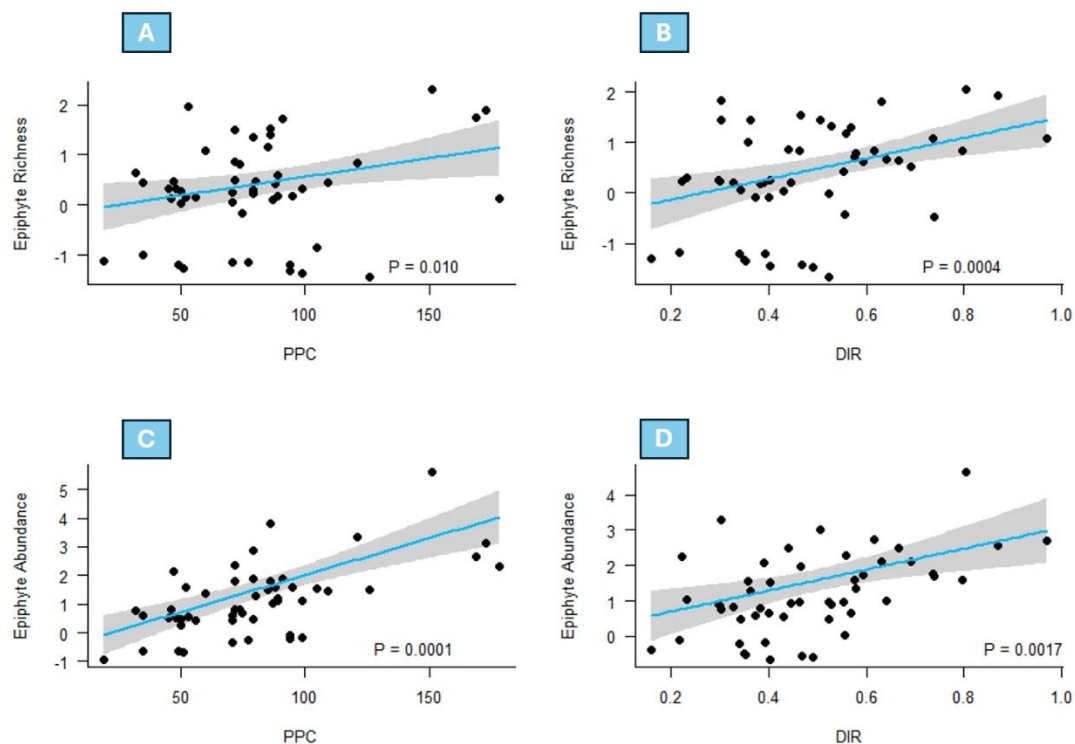


Figura 4: Gráficos parciais do modelo linear generalizado mostrando a relação das variáveis estruturais de *Maclobium acaciifolium* destacando as relações significativas entre o tempo real de colonização (PPC) e taxa de incremento diamétrico (DIR), para riqueza e abundância de epífitas vasculares.

Para *H. spruceana* (Material suplementar Tabela 2), o modelo que melhor explicou a variação na riqueza de epífitas foi também o RTC e DIR ($D^2 = 33,2\%$), com uma relação significativa para PPC ($p = 0.0001$; Figura 5A) e para DIR ($p = 0.0001$; Figura 5B). Da mesma forma, esse modelo também explicou melhor a variação na abundância de epífitas ($D^2 = 38\%$), com RTC ($p = 0.0001$; Figura 5C) e DIR ($p = 0.0003$; Figura 5D).

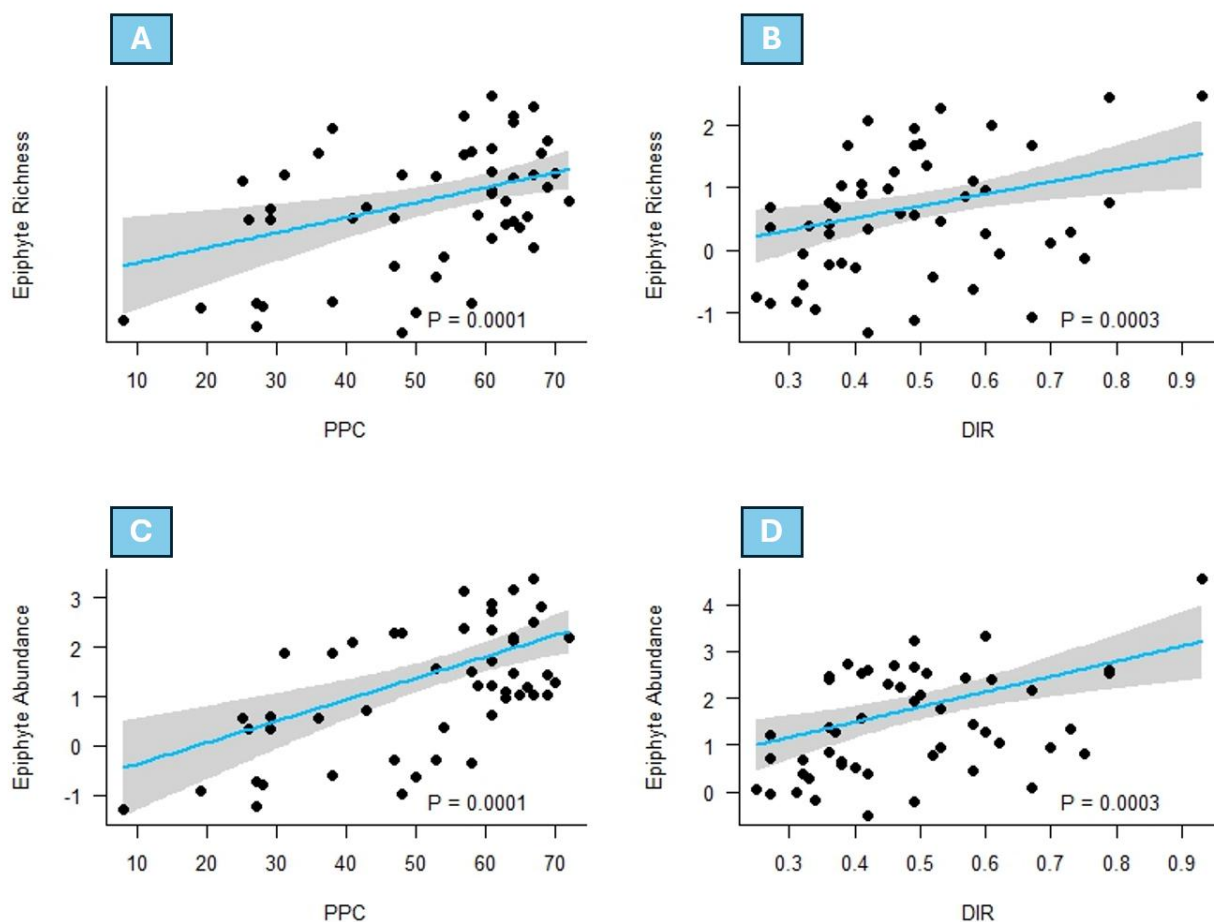


Figura 5: Gráficos parciais do modelo linear generalizado mostrando a relação das variáveis estruturais de *Hevea spruceana*, destacando as relações significativas entre o tempo real de colonização (PPC) e taxa de incremento diamétrico (DIR) para a riqueza e abundância de epífitas vasculares.

A composição de espécies epifíticas em *M. acaciifolium* variou de acordo com o DIR, PPC e altura dos forófitos. Com relação ao DIR, espécies como *Octomeria* sp. e *M. baldwinii* foram concentradas em indivíduos com alta taxa de incremento diamétrico. Enquanto espécies como *E. compressum* e *E. carpophorum* apareceram mais em árvores com menores incrementos diamétricos, indicando uma preferência por árvores com crescimento mais lento (Figura 6).

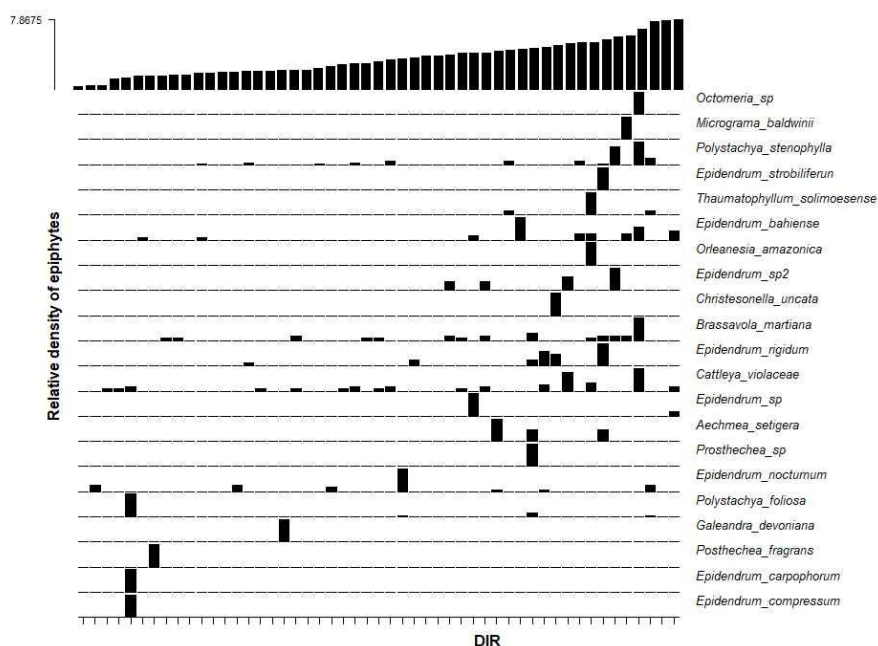


Figura 6: Gráfico de ordenação mostrando o padrão de distribuição das espífitas em *M. acaciifolium*, espécies ordenadas pela taxa de incremento diamétrico (DIR) dos forófitos.

Outras espécies como *Prosthechea* sp., *Octomeria amazonica* e *Thaumatophyllum solimoense* foram associadas a indivíduos com maior PPC. Já *Posthechea fragrans* foi presente em árvores jovens e com menor tempo de PPC (Figura 7).

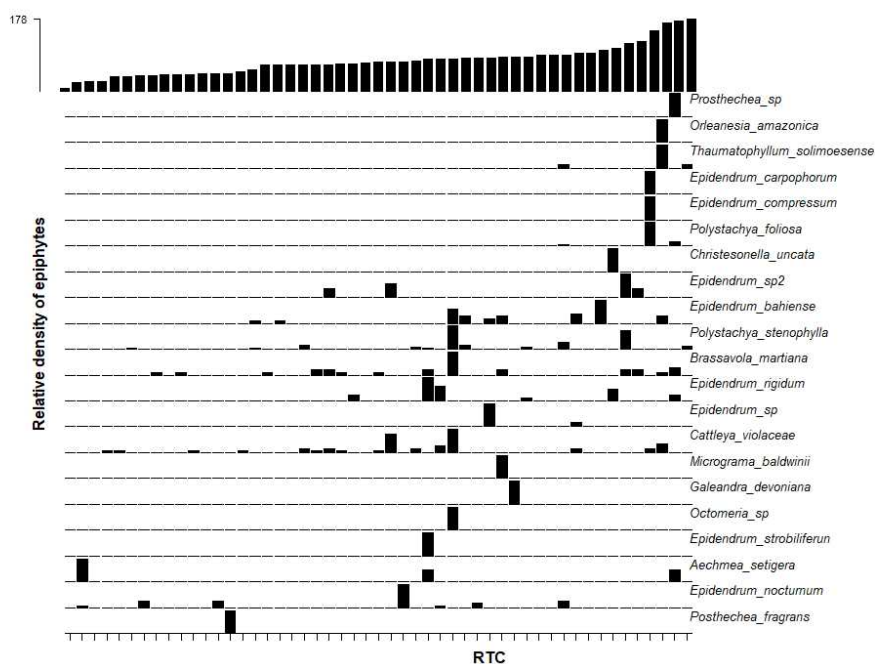


Figura 7: Gráfico de ordenação mostrando padrão de distribuição das espífitas em *M. acaciifolium*, espécies ordenadas pelo tempo de colonização (PPC) dos forófitos.

A análise de ordenação de altura mostrou as espécies *M. baldwinii*, *Octomeria* sp.,

T. solimoense, *O. amazônica* e *E. strobiliferum* ocorrendo preferencialmente em árvores mais altas, enquanto que *G. devoniana* e *P. fragrans* apareceu em árvores mais baixas, sendo outras espécies como *C. violaceae* e *B. martiana* foram generaistas em relação a altura (Figura 8).

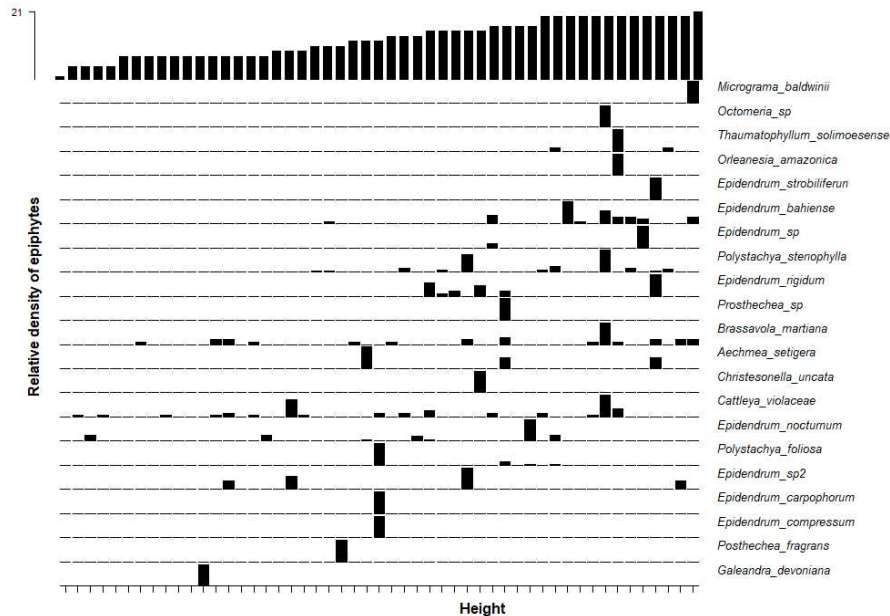


Figura 8: Gráfico de ordenação mostrando padrão de distribuição vertical das epífitas no forófito *M. acaciifolium*, onde as espécies ordenadas pelo gradiente de altura (height).

A composição de espécies epífíticas em *Hevea spruceana* variou de acordo com o DIR, PPC e altura dos forófitos. A distribuição das espécies em relação a taxas de incremento diamétricos em *H. spruceana*, mostrou espécies como *Maxillaria subrepens*, *Orleanesia amazônica*, *Epidendrum carpophorum* e *C. crassifolia* foram concentradas em indivíduos com altas taxas de incremento diamétrico. Enquanto espécies como *T. solimoense* e *Orchidacheae* apareceram mais em árvores com menores diâmetros, indicando uma preferência por árvores com crescimento mais lento, enquanto as demais espécies cresceram em diâmetro variados (Figura 9).

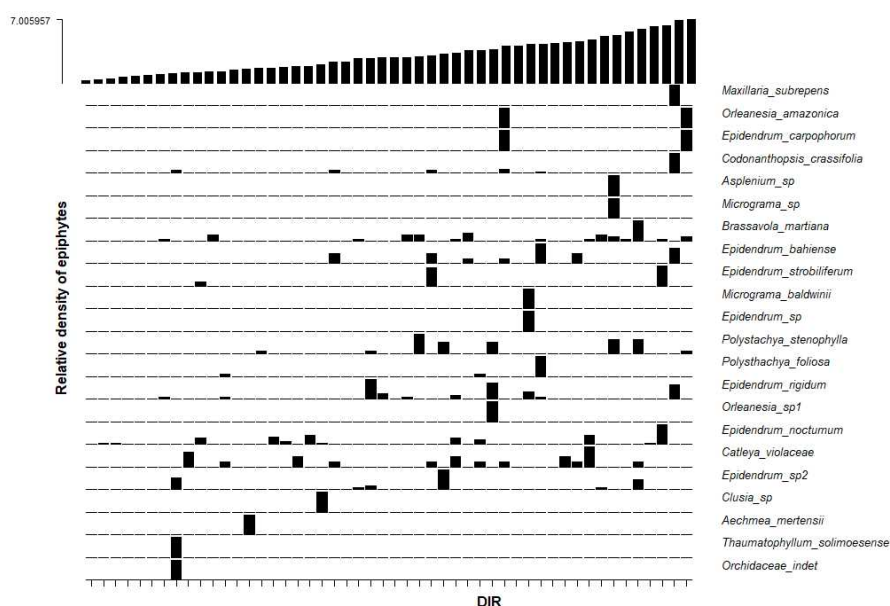


Figura 9: Gráfico de ordenação mostrando padrão de distribuição das espífitas em *H. spruceana*, espécies ordenadas pela taxa de incremento diamétrico (DIR) dos forófitos.

A análise de ordenação no forófito por PPC no forófito *H. spruceana* mostrou que as espécies *M. subrepens*, *Clusia* sp. foram presentes em indivíduos com maior tempo de colonização. Isso indicou que elas colonizaram essas árvores a mais tempo ou tiveram preferência por árvores com longo tempo a exposição como substrato. Já *A. mertensii*, *E. carpophorum*, *O. amazonica* foram mais presentes em árvores jovens e com menor tempo de colonização. Enquanto as demais espécies apareceram em varias árvores com idades variadas (figura 10).

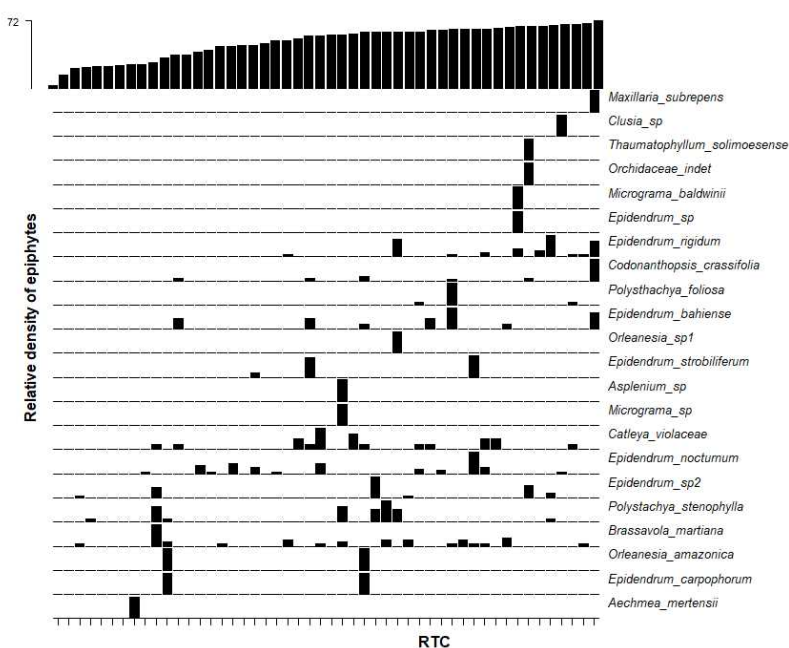


Figura 10: Gráfico de ordenação mostrando padrão de distribuição das espífitas em *H. spruceana*, espécies ordenadas pelo tempo de colonização (PPC) dos forófitos.

A análise de ordenação de altura mostrou que as espécies *M. subrepens* e *C. crassifolia* apresentaram preferência por árvores mais altas, enquanto que *A. mertensii* teve preferência por árvores mais baixas, enquanto as demais espécies aparecem em varias árvores com alturas diferentes, sem nenhuma preferência (Figura 11).

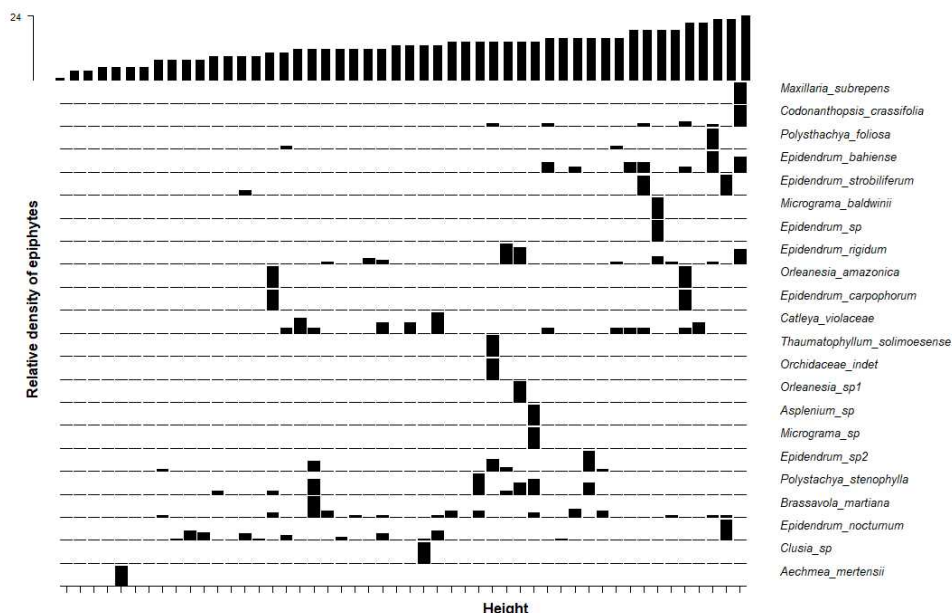


Figura 11: Gráfico de ordenação mostrando padrão de distribuição vertical das epífitas no forófito *H. spruceana*, onde as espécies ordenadas pelo gradiente de altura (height).

6. DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo evidenciam o longo tempo que a flora epifítica pode demorar para colonizar árvores em florestas de igapós e mostram que existem outros fatores, além do tamanho do forófitos, bastante relatados em inúmeros trabalhos (p. exe. Flores-Palacios e García-Franco (2006); Zhão et al. 2015; Wang et al. 2017; Quaresma et al. 2020; Silva et al. 2023), que são melhores preditores da riqueza, abundância e composição de epífitas vasculares em florestas tropicais, particularmente em florestas alagáveis amazônicas. Os resultados indicaram que o período potencial de colonização (PPC), ou seja, o período em que a árvore permaneceu fora da inundação, e a taxa de incremento diamétrico (DIR), ou seja, a velocidade de crescimento da árvore, foram as variáveis que melhor explicaram a variação na riqueza e abundância de epífitas. Esses achados sugerem que, em ambientes sujeitos a prolongados alagamentos sazonais como as florestas de igapós de água preta, o crescimento mais rápido das árvores aumenta suas chances de escapar da submersão prolongada (Schöngart et al., 2017)., ampliando o tempo disponível para o

estabelecimento de epífitas

Em florestas alagáveis da Amazônia Central, a sazonalidade das inundações impõe restrições à colonização e à permanência das epífitas. Junk et al. (2011, 2015) ressaltam que tanto a duração quanto a altura das cheias são fortemente correlacionadas a composição florística arbórea nesses ambientes. Ao modificar a disponibilidade e a estabilidade das árvores, que são o suporte físico essencial para as espécies epifíticas, também acaba modificado a diversidade e composição florística de epífitas vasculares (Quaresma et al., 2018). Como parte das árvores permanece submersa durante parte do ano, a área disponível para a colonização por epífitas vasculares é significativamente reduzida, uma vez que a inundação limita o estabelecimento e o desenvolvimento dessas espécies (Quaresma et al. 2018). Nesse contexto, variáveis como a taxa de incremento dos forófitos (DIR) e o período em que permanecem fora do alcance da lâmina da água (PPC), emergem como fatores determinantes para a estrutura das comunidades epifíticas. Forófitos com crescimento mais acelerado tendem a alcançar rapidamente níveis mais elevados da floresta, emergindo sua copa acima da inundação e disponibilizando substratos por períodos mais longos, o que favorece o estabelecimento das epífitas, especialmente nas camadas superiores da copa, onde as condições microclimáticas são mais estáveis e favoráveis.

O início da colonização entre 44–52 anos coincide com a fase de maturação estrutural dos forófitos, momento em que ocorre um aumento na complexidade arquitetural, na superfície disponível e na estabilidade da copa, todos fatores reconhecidamente importantes para a colonização das epífitas (Zotz & Hirth, 2001; Flores-Palácios & Garcia-Franco, 2006). Essa colonização se dá primeiramente por espécies heliófitas, como por exemplo *B. martiana*, *E. nocturnum* e *C. violacea* que conseguem tolerar níveis elevados de luminosidade da copa desses forófitos em desenvolvimento.

O longo tempo necessário para a colonização de epífitas neste ecossistema oligotrófico com lenta dinâmica e crescimento de forófitos é um fator que limita a recolonização de igapós afetados por distúrbios como incêndios (Carvalho et al. 2021, Feitoza et al., in press) ou alterações do regime hidrológico como barragens hidrelétricas (Schöngart et al. 2021). Estudos recentes indicam que esses ecossistemas apresentam uma recuperação extremamente lenta após eventos de fogo, devido a uma combinação de fatores como lenta dinâmica sucessional, solos pobres em nutrientes, tornando limitada a capacidade de regeneração natural em condições alteradas (Schöngart et al. 2005; Feitoza et al., in press). Dessa forma, a perda de árvores grandes, antigas e bem estabelecidas nessas florestas não representa apenas a remoção de indivíduos isolados, mas sim a ruptura de estruturas ecológicas complexas que sustentam comunidades inteiras de epífitas e outros

organismos associados.

7. CONCLUSÃO

A colonização de epífitas em florestas alagáveis é resultado de múltiplos fatores estruturais e ambientais, sendo influenciada não apenas pela dinâmica hidrológica, mas também por características dos forófitos, como rugosidade da casca, arquitetura da copa e densidade da madeira. Em ambiente de igapó na Amazônia, a colonização epifítica nas espécies *Hevea spruceana* e *Macrolobium acaciifolium* ocorre de forma tardia, iniciando-se apenas após quatro a cinco décadas de desenvolvimento das árvores.

Esse padrão evidencia que a idade funcional da árvore que é a capacidade ecológica atual da árvore — representada pelo período potencial de colonização (PPC), ou seja, o período em que o forófito permanece acima da lâmina de inundação — é mais relevante do que sua estimativa de idade para explicar os padrões de riqueza, abundância e composição das epífitas vasculares. Além disso, a taxa de incremento diamétrico (DIR) também se destacou como um forte preditor, indicando que árvores com crescimento mais rápido escapam mais cedo da submersão prolongada, ampliando o tempo disponível para o estabelecimento epifítico. Tais informações são fundamentais para orientar estratégias de conservação, especialmente frente às ameaças impostas por mudanças climáticas e alterações no regime hidrológico da Bacia Amazônica, que podem impactar diretamente o ciclo de vida e o recrutamento de epífitas.

8. REFERÊNCIAS

- Álvares, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- Assahira, C., Piedade, M. T. F., Trumbore, S. E., Batista, E. S., Schöngart, J., ... Wittmann, F. 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. 2017
- Barnett, A., Almeida, T., Andrade, R., Boyle, S., Lima, M. G., Maclarnon, A., Ross, C. Silva, W. S., Spironello, W. R., Ronchi-Teles, B. Ants in their plants: *Pseudomyrmex* ants reduce primate, parrot and squirrel predation on *Macrolobium acaciifolium* (Fabaceae) seeds in Amazonian Brazil. *Biological Journal of the Linnean Society* 114(2):260-273. 2015.
- Barthlott, W. et al. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, v. 152, p. 145–156, 2001.
- Bates D, Machler M, Bolker B, Walker S. Fitting linear mixedeffects models using lme4.

2014

Benzing, D. H. Vascular epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge. *Journal of tropical ecology*, v. 12, p. 354. 1990.

Benzing, David H. et al. Vascular epiphytes. *Forest canopies*, v. 2, p. 175-211. 2004.

Broelker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24(3):127–135. 2009.

Breier, T.B. O epifitismo vascular em florestas do sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2005.

Brienen, R. J. W.; Zuidema, P. A. Incorporating persistent tree growth differences increases estimates of tropical timber yield. *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 5, n. 6, p. 302–306. 2007.

Brienen, R. J. W., Gloor, M., & Ziv, G. Tree demography dominates long-term growth trends inferred from tree rings. *Global Change Biology*, 22(1), 1–10. 2016.

Carvalho, N. S., Anderson, L. O., Nunes, C. A., Pessoa, A. C. M., Silva Junior, C. H. L., Reis, J. B. C., Shimabukuro, Y. E., Berenguer, E., Barlow, J., & Aragão, L. E. O. C. Spatio-temporal variation in dry season determines the Amazonian fire calendar. *Environmental Research Letters*, 16(12), 124051. 2021.

Callaway, R.M.; Reinhart, K.O.; Moore, G.W.; Moore, D.J.; Pennings, S.C. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, v.132, p.221-230. 2002.

Cestari, César. Epiphyte plants use by birds in Brazil. *Oecologia Brasiliensis*, p. 689-712. 2009.

Coster, C. Zur anatomie und physiologie der zuwachszone-und jahresringbildung in den tropen. *Annales Jardim Botanica Buitenzorg*, v. 38, p. 1–114. 1928.

Couto, D. R.; Fontana, A. P.; Kollmann, L. J. C.; Manhães, V. C.; Francisco, T. M.; Cunha, G. M. Vascular epiphytes in seasonal semideciduous forest in the State of Espírito Santo and the similarity with other seasonal forests in Eastern Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, Maringá, v. 38, n. 2, p. 169–177, 2016.

Cruz, J. et al. Species richness, composition, and spatial distribution of vascular epiphytes in Amazonian black-water floodplain forests. *Biodiversity and Conservation*, v. 27, n. 6, p. 1379–1395, 2018. DOI: 10.1007/s10531-018-1520-3

Chave, J. et al. *Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests*. *Oecologia*, 145(1), 87–99. 2005.

De La Rosa-Manzano, Edilia; Mendieta-Leiva, Glenda; Guerra-Pérez, Antonio; Aguilar-Dorantes, Karla María; Arellano-Méndez, Leonardo Uriel; Torres-Castillo, Jorge Ariel. Vascular epiphytic diversity in a neotropical transition zone is driven by environmental and structural heterogeneity. *Tropical Conservation Science*, [S.I.], v. 12, p. 1–14, 2019. DOI:

<https://doi.org/10.1177/1940082919882203>.

Dislich, R. Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da reserva da Cidade Universitária “Armando Sales Oliveira”, São Paulo, SP. 172p. Dissertação (mestrado) - Instituto de Biociências - Universidade de São Paulo. 1996.

Dislich, R.; Mantovani, W. Composição florística e estrutura de epífitos vasculares em floresta mesófila semidecídua no município de Campinas (SP). *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 21, n. 2, p. 131–138, 1998.

Elias, J. P. C.; Mortara, S. R.; Freitas, A. F. N.; Berg, E. V. D.; Ramos, F. N. Host Tree Traits In Pasture Areas Affect Forest and Pasture Specialist Epiphyte Species Differently. *American Journal of Botany*, V. 108, P. 598-606. 2021.

Engemann, K., Enquist, B.J., Sandel, B., Boyle, B., Jørgensen, P.M., Morueta-Holme, N., et al. A amostragem limitada dificulta a estimativa da riqueza de espécies através de “big data” num hotspot de biodiversidade tropical. *Eco. Evol.* 5, 807–820. doi: 10.1002/ece3.1405. 2015.

Ferreira LV. Efeitos da duração das inundações na riqueza de espécies, composição florística e estrutura florestal no habitat das margens dos rios nas florestas de várzea de águas negras da Amazônia: implicações para o desenho futuro de áreas protegidas. *Biodiversidade e Conservação* 9: 1–14. 2000.

Flores-Palacios, A.; Garcia-Franco, J. G. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography*, v. 33, n. 2, p. 323-330. 2006.

Feitoza, G.V., Quaresma, A. C., Demarchi, L. O., Carvalho, T. C., Klein, V. P., Mori, G. B., Piedade, M. T. F. & Schöngart, J. Dynamics of Post-Fire Succession in Black-water Floodplain Forests of Central Amazonia: Insights from a 36-Year Chronosequence. *Applied vegetation Science* (submitted). 2025

Groenendijk, P., Babst, F., Trouet, V., Fan, Z.-X., & Schöngart, J. The importance of tropical tree-ring chronologies for global change research. *Quaternary Science Reviews*, 264, 107–118. 2025.

Hernandez-Pérez, E.; Solano, E. Effects of habitat fragmentation on the diversity of epiphytic orchids from a montane forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v. 30, n. 5, p. 447–455, 2014.

Hietz, P., & Hietz-Seifert, U. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 6(4), 487–498. 1995.

Householder, J. E.; Wittmann, F.; Ter Steege, H.; Barcante, I.; Baraloto, C.; et al. *One sixth of Amazonian tree diversity is dependent on river floodplains*. *Nature Ecology & Evolution*, v. 8, n. 5, p. 901–911, maio 2024.

Johansson, P.; Rydin, H.; Thor, G. Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. *Centre d'études nordiques, Université Laval Source: coscience*, 14(1): 81-91. 2007.

Junk, W. J. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains. In: Nielsen, L. B., Nielsen, I. C., Baisley, H. (eds.). *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. London, Academic Press, 47-64. 1989.

Junk, W. J. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. In: JUNK, W. J. (ed.). *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Ecological Studies, v. 126. Berlin: Springer, 1997.

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (eds.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Ecological Studies, v. 210. Dordrecht: Springer, 2010.

Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Schongart, J.; Cohn-Haeft, M.; Adeney, 40 J. M.; WITTMANN, F. A classification of major naturally occurring amazonian lowland wetlands. *Wetlands*, v. 31, n. 4, p. 623–640. 2011.

Junk WJ, Wittmann F, Schongart J, Piedade MTF. Uma classificação dos principais habitats das planícies aluviais dos rios de águas negras da Amazônia e uma comparação com suas contrapartes de águas brancas. *Ecologia e Gestão de Zonas Úmidas* 23: 677–693. 2015.

Kantvilas, G. & S. J. Jarman. Lichens and bryophytes on *Eucalyptus obliqua* in Tasmania: Management implications in production forests. *Biological Conservation*, 117: 359–373. 2004.

Klein, Viviane. Orchidaceae em ecossistemas de campinaranas: relações entre os padrões de distribuição e composição de espécies epífitas com características de *Aldina heterophylla*. 2018.

Krömer, T.; Kessler, M.; Gradstein, S. R. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forests of the Bolivian Andes. *Selbyana*, v. 28, n. 2, p. 194–205, 2007.

Küper, W., Kreft, H., Nieder, J., Köster, N., & Barthlott, W. Padrões de diversidade em grande escala de epífitas vasculares em florestas tropicais montanhosas neotropicais. *J. Biogeogr. Apocalypse* 31, 1477–1487. doi: 10.1111/j.1365–2699. 2004.

Laube, S., & Zotz, G. Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany*, 97(6), 1103–1114. 2006.

Leiva, G., Ramos, FN, Elias, JPC, Zotz, G., Alvim, FS, Barbosa, EF, et al. EpIG-DB: um banco de dados de assembleias de epífitas vasculares na região Neotropical. *J. Veg.* 2020.

.Marcusso, Gabriel Mendes et al. Phytogeographic meta-analysis of the vascular epiphytes in the neotropical region. *The Botanical Review*, v. 88, n. 3, p. 388-412. 2022.

Mehlreter K Flores-Palacios A García-Franco JG, Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico, *Journal of Tropical Ecology*, vol. 21 (pg. 651-660). 2005

Nadkarni, N. M. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica*, v. 16, n. 3, p. 249–256, 1984.

Parolin, P. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, v. 90, n. 4, p. 541–550, 2002.

Parolin, P.; Ferreira, L. V.; Wittmann, F.; Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. Germination and establishment of trees in periodically flooded forests of the Amazon Basin. *Wetlands Ecology and Management*, v. 12, p. 87–103, 2004.

Prance, G.T. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciência* 3: 207-230. 1978.

Prance, G. T. Notes on the vegetation of Amazonia III. *The terminology of Amazonian forest types subject to inundation*. *Brittonia*, v. 31, n. 1, p. 26–38, 1979.

Quaresma, A.C.; Piedade, M.T.F.; Feitoza, Y.O.; Wittmann, F.; ter Steege, H. Composition, diversity and structure of vascular epiphytes in two contrasting Central Amazonian floodplain ecosystems. *Acta Botanica Brasilica* 31 (4); 686-697. 2017.

Quaresma, A. C.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; ter Steege, H. Species richness, composition, and spatial distribution of vascular epiphytes in Amazonian black-water floodplain forests. *Biodiversity and conservation* 27(8);1981-2002. 2018.

Quaresma, A. C. et al. Does the size of the trees determine the richness and distribution of vascular epiphytes in Amazonian floodplain forests?. *Oecologia Australis* 24(2):334-346. 2020.

Quaresma, A., Zartman, C. E., Piedade, M. T., Wittmann, F., Jardim, M. A., Ireme, M. V., & ter Steege, H. The Amazon Epiphyte Network: A First Glimpse Into Continental-Scale Patterns of Amazonian Vascular Epiphyte Assemblages. *Frontiers in Forests and Global Change*, 118. 2022.

Resende, A. F.; Schöngart, J.; Piedade, M. T. F.; Luizão, R. C. C.; Wittmann, F. Flood-pulse disturbances as a threat for long-living Amazonian trees. *New Phytologist*, v. 227, n. 6, p. 1790–1803, 2020.

Rozendaal, D. M. A., Brien, R. J. W., & Zuidema, P. A. (2010). *Correlations between growth rates and tree characteristics across tropical tree species*. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6), 915–925. 2010.

Seto, Yuki; Nakanishi, Akira; Yamamoto, Shunsuke; et al. Topographic gradient influences vascular epiphyte occurrence in a small watershed covered by a mature coniferous/broadleaf evergreen mixed forest in Japan. *Journal of Vegetation Science*, [S.I.], v. 35, n. 1, e13279, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.13279>.

Silva, J. S. da; Piedade, M. T. F.; Klein, V. P.; Durgante, F. M.; Wittmann, F.; Quaresma, A. C. Large diameters and tree bark physical attributes drive vascular epiphyte–phorophyte relationships in Amazonian black-water floodplain forest. *Plant Ecology*, v. 225, p. 163–173, 2023.

Sioli, H. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses and river types. In: Sioli, H. (ed). *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a*

mighty tropical river and its basin. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. p. 127-165. 1984.

Schöngart, J., Silva, T. S. F., Resende, A. F., Piedade, M. T. F., Wittmann, F. & Carvalho, T. C. *Fires in Amazonian Blackwater Floodplain Forests: Causes, Human Dimension, and Implications for Conservation*. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4:755441. 2021.

Schöngart, J., Piedade, M. T. F., Ludwigshausen, S., Horna, V., & Worbes, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18(4), 581-597. 2002.

Schöngart, J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Junk, W.J.; Worbes, M. Wood growth patterns of *Maclobiumacaciifolium*(Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white water floodplain forests. *Oecologia*, 145: 454- 461. 2005.

Schöngart, J. *Growth-oriented logging (GOL): a new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains*. *Forest Ecology and Management*, v. 256, p. 46–58, 2008.

Schöngart, J., Bräuning, A., Barbosa, A. C. M. C., Lisi, C. S., & de Oliveira, J. M. *Dendroecological Studies in the Neotropics: History, Status and Future Challenges*. In M. Amoroso, L. Daniels, P. Baker, & J. Camarero (Eds.), *Dendroecology* (Ecological Studies, vol. 231, pp. 35–73). Cham, Switzerland: Springer. 2017.

ter Steege, H.; Pitman, N. C. A.; Phillips, O. L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; Molino, J.-F.; Prévost, M.-F.; Spichiger, R.; Castellanos, H.; von Hildebrand, P.; Vásquez, R. *Hyperdominance in the Amazonian tree flora*. *Science*, v. 342, n. 6156, art. 1243092, 2013.

Taylor, A. R.; Smith, B. J.; Jones, C. D. Microclimatic variation in tropical canopies: A glimpse into the processes of community assembly in epiphytic bryophyte communities. *Journal of Ecology*, v. 109, n. 3, p. 1234–1245, 2021.

Triana-Moreno, L. A.; Uribe, J.; Betancur, J. Epífitas vasculares en un bosque montano bajo del Parque Nacional Natural Farallones de Cali, Colombia. *Caldasia*, Bogotá, v. 25, n. 1, p. 131–145, 2003.

Vergara-Torres, C. A., Pacheco-Álvarez, M. C., & Flores-Palacios, A. Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 26(6), 563–570. 2010.

Wallace, B.J. The Australian vascular epiphytes: flora and ecology. Ph.D. thesis, University of New England, New South Wales, Australia. 1981.

Wagner, K., & Zotz, G. Including dynamics in the equation: Tree growth rates and host specificity of vascular epiphytes. *Journal of Ecology*, 108(2), 761-773. 2020.

Wang, Qing et al. Tree size predicts vascular epiphytic richness of traditionalcultivated tea plantations in Southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, v.10, p. 147-153. 2017.

Winkler, M., Hülber, K., & Hietz, P. *Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest*. *Annals of Botany*,

95(6), 1039–1047. 2005.

Wittmann, F. et al. Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding. *IAWA J.*, v. 27, n. 3, p. 255-266. 2006a.

Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W. J. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of central Amazonian floodplain forests. In: JUNK, W. J., et al. Central Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management. Dordrecht-Heidelberg-London-New York: Springer Verlag, p. 61-102. 2010.

Worbes M. Periodische Zuwachszonen an Bäumen zentralamazonischer Überschwemmungswälder. *Naturwissenschaften* 71:157–158. 1984.

Worbes, M. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. *IAWA Bull* ns 10(2): 109-122. 1989.

Worbes, M.; JUNK, W. J. Dating tropical trees by means of ^{14}C from bomb tests. *Ecology*, Tempe, v. 70, n. 2, p. 503-507. 1989.

Worbes, M. One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia*, v. 20, n. 1–2, p. 217–231, 2002.

Worbes, M; Stalschel, R.; Roloff, A. Junk, W. J. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production for natural forest stand in Cameroon. *For. Ecol. Manag.* 173: 105-123. 2003.

Zimmerman, J.K. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24:402-407. 1992.

Zotz, G., & Tyree, M. T. Water relations of the tropical epiphytic orchid *Laelia speciosa*. *Annals of Botany*, 77(2), 179–184. 1996

Zotz, G; Vollrath, B. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*—correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. Botanisches Institut der Universität Basel, Switzerland. 2003.

Zotz, G., & Hietz, P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52(364), 2067–2078. 2001.

Zotz, G. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Selbyana*, 28(2), 76–86. 2007

Zotz, G. et al. EpiList 1.0: uma lista de verificação global de epífitas vasculares. *Ecology*, v. 102, e03326, 2021.

Zhao, M. et al. Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China. *PLOS ONE*, v. 10, n. 4, e0122210, 2015.

9. MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 2: Tabela dos modelos de Riqueza e Abundância dos forófitos *M. acaciifolium* e *H. spruceana*.

Riqueza <i>M. acaciifoli um</i>	Modelos	P			D ²	Riqueza <i>H. sprucea na</i>	Modelos	P			D ²
	Altura+RTC +DIR	0.62	0.05	0.02	36.1%		Altura+RT C+DIR	0.07	0.34	0.09	37.9%
	Altura+DIR	0.11	0.045		31%		Altura+DI R	0.0003		0.14	36.5%
	Altura+RTC	0.009	0.10		28.9		Altura+RT C	0.003		0.59	33,8%
	RTC+DIR	0.010	0.0004		35.8%		RTC+DIR	0.001		0.003	33.2%
Abundâ ncia <i>M. acaciifoli um</i>	Altura+RTC +DIR	0.85	0.0001	0.021	49.1%	Abundâ ncia <i>H. sprucea na</i>	Altura+RT C+DIR	0.08	0.07	0.01	41.3%
	Altura+DIR	0.0006		0.91	21.5%		Altura+DI R	0.0001		0.09	37.9%
	Altura+RTC	0.007		0.0001	43.5%		Altura+RT C	0.0006		0.56	34.4%
	RTC+DIR	0.0001		0.001	49.1%		RTC+DIR	0.0001		0.0003	38%