

DISTRIBUIÇÃO DE *HURA CREPITANS* L. E *OCOTEA CYMBARUM* KUNTH EM UM GRADIENTE TOPOGRÁFICO NA FLORESTA DE VÁRZEA ALTA DA RESERVA DE DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL MAMIRAUÁ, AMAZÔNIA CENTRAL

Tatiana Andreza da Silva Marinho¹
Florian Wittmann²

Abstract

The period and height of flooding are considered determining factors on the zonation of plant species in wetlands. In these environments, many species tend to have restricted topographic distribution, while others have a wide distribution along the flooding gradient. The distribution of two tree species along the topographic gradient was analyzed in a high varzea forest in Central Amazonia. All individuals ≥ 1.0 m height of *Hura crepitans* L. and *Ocotea cymbarum* Kunth were inventoried and mapped. The basal areas, tree heights, and aboveground wood volumes were determined, and the aboveground wood biomass estimated for each population. The height and period of inundation on all individuals was recorded during the highest water levels 2006, and calculated for previous years basing on the daily water-level records of the Negro River at the harbour of Manaus since 1903. In total, 150 individuals were inventoried. Both species populations were similarly distributed along the flooding gradient. However, individuals ≤ 10 cm dbh of *H. crepitans* were subjected to lower mean inundation heights than the mature individuals. *O. cymbarum* showed the highest number of individuals and *H. crepitans* was the species with the highest basal area, aboveground wood volume, and aboveground wood biomass. Slight topographic variations appear substantially affect the population structure and distribution of the investigated species.

Key words: Inundation, species distribution, topography.

Resumo

A duração e a altura de inundaç o s o consideradas fatores determinantes para a zonaç o de esp cies vegetais em  reas inund veis. Nesses ambientes, muitas esp cies tendem a apresentar distribuiç o topogr fica restrita, enquanto outras possuem uma ampla distribuiç o ao longo do gradiente de inundaç o. A distribuiç o de duas esp cies arb reas em um gradiente topogr fico foi verificada em uma floresta de v rzea alta na Amaz nia Central. Foram amostrados e mapeados todos os indiv duos das esp cies de *Hura crepitans* L. e *Ocotea cymbarum* Kunth com altura $\geq 1,0$ m. A  rea basal, a altura e o volume

¹ Programa de P s-graduaç o em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amaz nia - INPA, Caixa Postal 478 CEP 69011-970 Manaus, AM. tatiana_andreza77@yahoo.com.br.

² Max Planck Institute for Chemistry, Biogeochemistry Department, Johann Joachim Becher Weg 27, 55128 Mainz, Germany. F-Wittmann@web.de.

de madeira foram determinados, além de estimada a biomassa acima do solo para as duas populações. A altura e a duração da inundação máxima de 2006 foram medidas em todos os indivíduos e calculadas para anos anteriores com base no nível de água do Rio Negro registrado no porto de Manaus desde 1903. Um total de 150 indivíduos foi amostrado. As duas espécies toleram níveis semelhantes de inundação, porém indivíduos $\leq 10,0$ cm de diâmetro de *H. crepitans* foram sujeitos a uma menor amplitude média de inundação do que os indivíduos adultos. A espécie *O. cymbarum* apresentou maior densidade de indivíduos e *H. crepitans* os maiores valores de área basal, volume e biomassa acima do solo. Variações topográficas parecem afetar substancialmente a distribuição topográfica dos indivíduos e a estrutura das populações arbóreas investigadas.

Palavras chave: Distribuição de espécies, Inundação, Topografia.

Introdução

Na região Amazônica cerca de 400.000 km² correspondem a áreas periodicamente alagáveis, dos quais, aproximadamente 300.000 km² (Melack & Hess, 2010) são representados pelas várzeas, áreas periodicamente inundadas por rios de água branca rica em sedimentos e nutrientes (Junk, 1984; Sioli, 1991; Ayres, 1993). Essas áreas são fortemente influenciadas pelo pulso de inundação que impõe oscilações previsíveis do nível de água em amplas áreas, alternando anualmente uma fase terrestre e uma fase aquática (Junk, 1980, 1983a, 1983b; Junk *et al.*, 1989; Junk & Piedade, 2005; Piedade *et al.*, 2001). Como resposta ao pulso de inundação, diversos organismos habitando as áreas alagáveis desenvolveram adaptações morfológicas, anatômicas, fisiológicas, fenológicas e/ou etológicas (Junk *et al.*, 1989).

Entre os ecossistemas alagáveis as florestas de várzea amazônicas são as mais ricas em espécies arbóreas do mundo (Wittmann *et al.*, 2006a). Segundo Wittmann *et al.* (2004) aproximadamente 60 a 70% da várzea Amazônica é coberta por florestas densas que se estabelecem desde as bordas dos corpos de água, em posições do relevo sujeitas a inundação média de até 7,5 metros. Nesses ambientes podem ser encontrados dois tipos florestais: florestas de várzea alta e florestas de várzea baixa, que se diferenciam tanto pelo regime de inundação quanto pela riqueza e composição de espécies e estrutura da floresta (Wittmann *et al.*, 2002). As florestas de várzea alta se estabelecem em áreas onde a média da coluna de água é inferior a três metros e que permanecem inundadas por um período anual menor que 50 dias. As várzeas altas apresentam uma maior riqueza de espécies em comparação com as florestas de várzea baixa e são consideradas florestas maduras em estágio final de sucessão. As florestas de várzea baixa se estabelecem em áreas onde a média da coluna de água é maior que três metros e são sujeitas a um período de inundação maior que 50 dias por ano. As várzeas baixas apresentam diversos estágios sucessionais naturais (Worbes *et al.*, 1992; Wittmann *et al.*, 2002).

As várzeas apresentam um alto dinamismo geomorfológico determinado pelo teor de sedimentos em suspensão e a oscilação anual das

águas, fatores que influenciam diretamente todos os processos sucessionais e dinâmicos de florestas desses ambientes (Campbell *et al.*, 1992; Terborgh & Andresen, 1998; Wittmann *et al.*, 2004). Nos estágios iniciais de sucessão ocorre uma alta deposição de sedimentos; com o passar do tempo essa deposição de sedimentos ocasiona um aumento do nível topográfico com conseqüente diminuição dos níveis de inundação e de sedimentação na área, favorecendo o estabelecimento da vegetação de estágios mais maduros (Wittmann *et al.*, 2004).

Pequenas variações na topografia de áreas inundáveis podem exercer um efeito direto sobre a estrutura e a composição florística desses ecossistemas (Cattanio *et al.*, 2002; Damasceno-Júnior *et al.*, 2005). A distribuição das espécies em diferentes níveis topográficos, assim como a sobreposição de espécies em níveis semelhantes é resultado da tolerância de cada espécie à inundação (Ferreira, 2000). Assim, a posição topográfica de indivíduos em uma dada área resulta da interação de fatores como inundação, composição química, textura do solo e luz, como também depende dos processos e síndromes de dispersão de sementes (Damasceno-Júnior *et al.*, 2005).

Mudanças na estrutura da vegetação de áreas topograficamente mais elevadas em ambientes alagáveis ocorrem mais provavelmente em função da sucessão autogênica do que por outros fatores considerados limitantes, como a inundação (Wittmann *et al.*, 2004). No entanto, em pequena escala, a inundação pode ser considerada um fator limitante para o estabelecimento de determinadas espécies, indicando que os processos locais agem influenciando a riqueza e a diversidade de espécies. Para as plantas se estabelecendo nesses ambientes inundáveis, mudanças sutis no regime anual de inundação podem modificar a composição de espécies de uma área, mesmo quando a comunidade já se encontra estabelecida (Damasceno-Júnior *et al.*, 2005).

As florestas de várzea alta apesar de serem pouco representativas considerando a extensão de área ocupada são as que detêm a maior proporção de espécies de importância econômica e, por essa razão, também as mais ameaçadas pelo setor madeireiro (Worbes *et al.*, 2001). Estas áreas geralmente acompanham os rios e canais e, portanto, são bastante acessíveis. Nesses ambientes, estudos ecológicos direcionados a compreender aspectos relacionados a distribuição, regeneração e dinâmica de crescimento das espécies arbóreas são escassos, porém de grande relevância para o desenvolvimento de estratégias voltadas ao manejo florestal sustentável. Com o objetivo de comparar a estrutura populacional e a distribuição de indivíduos jovens em relação a indivíduos adultos das espécies arbóreas *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) e *Ocotea cymbarum* Kunth (Lauraceae) que ocorrem em uma floresta de várzea alta na Amazônia Central, levantamos a seguinte questão: (1) existem diferenças no padrão de distribuição de jovens (regeneração) e adultos (árvores maduras), área basal, volume e biomassa acima do solo de populações que ocorrem ao longo de um gradiente topográfico na floresta de várzea alta investigada?

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM) localizada na confluência dos Rios Japurá e Solimões, a cerca de 70 km a noroeste da cidade de Tefé, estado do Amazonas, Brasil. Na área a amplitude de inundação média é de 10 metros e a temperatura anual na área varia entre 25° e 28°C. Entre os anos de 1996 a 2000, a precipitação média anual foi de 3000 mm (IDS, Tefé).

A RDS Mamirauá abrange uma área de aproximadamente 1.120.000ha de planícies inundáveis de várzea, sendo subdividida em duas partes: a área focal que abrange um terço da área total da reserva e é destinada a proteção da fauna e da flora, e a área subsidiária complementar. A área focal ainda é subdividida em nove setores em função dos sistemas de lagos característicos da área. Dentro da RDSM há uma variedade de ambientes aquáticos que incluem desde os habitats de água aberta dos rios e braços de rios, dos canais e lagos, até baixos com campos alagados e florestas alagadas (Queiroz, 2005). Durante a cheia, os lagos da reserva se conectam aos rios, a outros lagos e a canais secundários.

Amostragem e análise dos dados

Um conjunto de 20 parcelas contíguas de 50 x 50m foi estabelecido ao longo de um canal secundário do rio Japurá em uma floresta de várzea alta na zona de proteção permanente da área focal da RDSM no ano de 2006. Durante o período de águas baixas (fase terrestre *sensu* Junk *et al.*, 1989), todos os indivíduos de *Hura crepitans* e *Ocotea cymbarum* com altura $\geq 1,0$ m foram amostrados e mapeados segundo o sistema de coordenadas X e Y. Medidas dos diâmetros dos indivíduos a 1,30 m acima do solo e da cota de inundação foram efetuadas. Em indivíduos com diâmetro <10 cm e com altura $<1,30$ m, estes foram medidos a 10 cm acima da superfície do solo (substrato aluvial). A altura das plantas foi medida com um aparelho hipsômetro da marca Blume Leiss. Para obter a posição topográfica de todos os indivíduos das duas espécies investigadas foram gerados mapas digitais de terreno utilizando um sistema de coordenadas tridimensional (posição: X, Y; altura de inundação: Z).

A cota de inundação da área e a posição vertical dos indivíduos arbóreos em relação à coluna da água foram obtidas por meio do registro das marcas de água visíveis e impressas nos troncos das árvores durante a cheia do ano anterior. A duração e a amplitude de inundação anual foram calculadas para todos os indivíduos das duas espécies analisadas para um período de 103 anos (1903-2006), baseado na série histórica registrada diariamente no Porto de Manaus pela Superintendência Estadual de Navegação, Portos e Hidrovias – SNPH. A altura máxima da coluna de água das marcas da água registradas nas árvores foi comparada a cota máxima de inundação do rio Negro registrada no Porto de Manaus. Para isto, foram calculadas as alturas de inundação para cada indivíduo pela diferença entre as cotas do rio Negro em Manaus e do rio Japurá em Tefé e contado o número de dias ao ano em que cada indivíduo arbóreo permaneceu inundado. De acordo com Schöngart *et al.* (2005) os

níveis de flutuação das águas do Rio Japurá (RDSM, Tefé) e do Rio Negro (Manaus) estão fortemente correlacionados, havendo uma diferença de apenas nove centímetros na amplitude média de inundação entre eles.

Foi calculado o Centro de Distribuição Espacial Médio (Mean Spatial Distribution Center – MDC; Ebdon, 1998) de inundação das populações. O MDC avalia a distribuição dos indivíduos em função do “ótimo ecológico” de inundação de cada população. O MDC gera a média do fator ambiental a ser investigado para cada indivíduo da população.

Os aspectos estruturais das populações foram definidos em função da distribuição dos indivíduos nas diferentes classes de diâmetros (DAP), altura (ALT), volume da madeira acima do solo (VOL), área basal (AB), e biomassa acima do solo (BIO). A área basal foi calculada utilizando a fórmula: $AB = \pi(DAP/2)^2$, enquanto o volume total foi calculado multiplicando-se a área basal, a altura das plantas e o fator de forma (*f*) de 0,6 (Chave *et al.*, 2005). A biomassa total acima do solo das populações foi estimada de forma indireta, aplicando-se o modelo alométrico desenvolvido por Cannel (1984), que utiliza os parâmetros densidade da madeira (DEN), altura (ALT) e diâmetro (DAP): $BIO = AB * DEN * ALT * 0,6$ (onde 0,6=fator de forma). O fator de forma utilizado na fórmula considera a conicidade das árvores.

Os indivíduos foram classificados em jovens e adultos em função do diâmetro e da altura. Foram considerados jovens os indivíduos com altura $\geq 1,0$ m e diâmetro $< 10,0$ cm e os adultos com diâmetro $\geq 10,0$ cm. Para testar a influência do fator inundação na distribuição de indivíduos jovens e adultos nas populações foram efetuados teste *t* e correlações de Pearson em nível de significância de 5%.

Resultados

Foi amostrado um total de 150 indivíduos. Na população de *Hura crepitans* foi amostrado um total de 62 indivíduos e a densidade média encontrada foi de $12,4 \pm 7,3$ (média \pm desvio padrão) indivíduos ha^{-1} (Tabela 1). A maioria dos indivíduos era jovem (DAP < 10 cm; 32 indivíduos ou 51,6%) e somente 8,0% destes (5 indivíduos) apresentaram DAP ≥ 100 cm (Figura 2). A altura e diâmetro máximos dos indivíduos amostrados foram de 39 metros e 132,8 cm, respectivamente. No entanto, *H. crepitans* apresentou os maiores valores de AB, VOL e BIO (Tabela 1).

Tabela 1: Médias (\pm desvio padrão) do diâmetro, altura, densidade, área basal, volume e biomassa de *Hura crepitans* e *Ocotea cymbarum* em uma floresta de várzea alta na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazônia Central. D=diâmetro (cm) de todos os indivíduos (D >10 cm =diâmetro a altura do peito (*dap*); D < 10 cm e altura $< 1,30$ m= medido 10 cm acima da superfície do substrato); ALT=altura (m); DENS=densidade (indivíduos ha^{-1}); AB=área basal ($m^2 ha^{-1}$); VOL=volume ($m^3 ha^{-1}$); BIO=Biomassa ($Mg ha^{-1}$).

Espécie	D	ALT	DENS	AB	VOL	BIO
<i>Hura crepitans</i>	32,4 \pm 40,5	12,1 \pm 10,9	12,4 \pm 7,3	2,6 \pm 1,8	43,0 \pm 30,1	15,5 \pm 10,8
<i>Ocotea cymbarum</i>	24,4 \pm 16,3	16,3 \pm 7,1	17,6 \pm 4,7	1,2 \pm 0,5	16,1 \pm 6,4	9,7 \pm 3,8

Na população de *Ocotea cymbarum* foi amostrado um total de 88 indivíduos e a densidade média encontrada foi superior à de *H. crepitans* ($17,6 \pm 4,7$ indivíduos ha^{-1} ; Tabela 1). Em *O. cymbarum* 16,7% dos indivíduos (19 indivíduos) eram jovens. A altura e diâmetro máximos dos indivíduos amostrados foram de 36 m e 67,1 cm, respectivamente. A distribuição dos diâmetros em classes diamétricas mostrou que o maior número de indivíduos tinha DAP entre 10-20 cm (27 indivíduos ou 30,7%; Figura 1). Os diâmetros de *O. cymbarum* e *H. crepitans* estavam positivamente correlacionados com as alturas ($r=0,83$ e $r=0,92$, respectivamente; $P<0,001$).

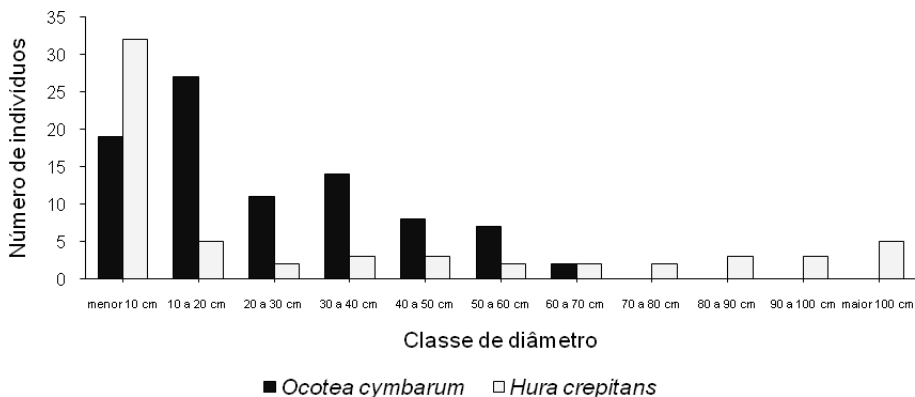


Figura 1: Distribuição diamétrica dos indivíduos de *Hura crepitans* L. e *Ocotea cymbarum* Kunth em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá, Amazônia Central.

A altura média e a duração da inundaç o na  rea de estudo foram de $0,32 \pm 0,27$ m e $28,8 \pm 20,4$ dias ano^{-1} , respectivamente. As parcelas estavam distribuídas em diferentes porç es do relevo, sendo que cada parcela foi sujeita, durante o per odo de 103 anos analisado, a diferentes n veis e per odos m dios de inundaç o (Figura 2). Durante esse per odo, o ponto menos elevado topograficamente da  rea estudada foi sujeito a uma altura m xima de inundaç o de 3,20 m com duraç o de 175 dias, enquanto no ponto topograficamente mais elevado a inundaç o m xima atingida foi 0,15 m com duraç o de 6 dias.

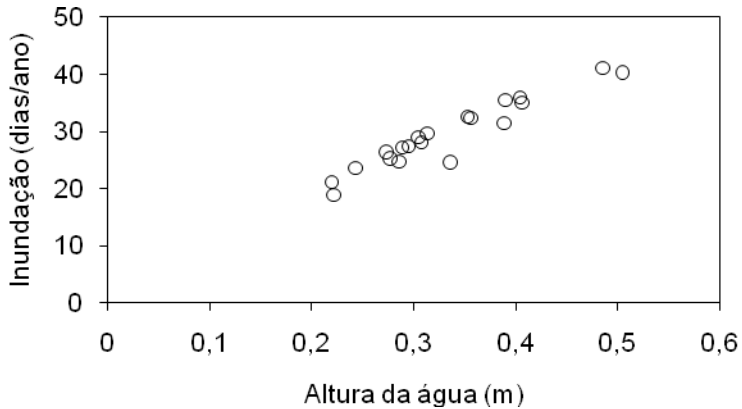


Figura 2: Altura da coluna d'água e duração da inundação em parcelas amostradas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá, Amazônia Central entre 1903 e 2006.

A população de *Ocotea cymbarum* foi sujeita a uma altura média de inundação anual de $0,44 \pm 0,27$ m com duração média de inundação de $38,47 \pm 18,49$ dias ano⁻¹. Para essa população, a altura e a duração máximas atingidas na série histórica analisada foram de $1,89 \pm 0,49$ m e $129,86 \pm 22,18$ dias. A maioria dos indivíduos (46 indivíduos ou 52%) se distribuiu em porções do relevo mais elevadas do que o MDC da população. No entanto, não foi observada diferença entre a distribuição dos indivíduos adultos ($n=69$) e jovens ($n=19$) em relação aos níveis topográficos e de inundação da área (Figura 3). Não houve correlação entre a inundação e o diâmetro dos indivíduos dessa população ($r=0,02$; $P=0,82$).

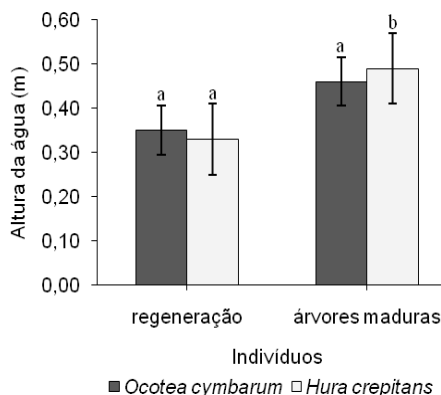


Figura 3: Relação entre a altura de inundação e as categorias de tamanho dos indivíduos de *Hura crepitans* L. e *Ocotea cymbarum* Kunth em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão. Letras distintas, nas categorias de tamanho dos indivíduos de cada população, indicam diferença significativa ($P < 0,05$) dos níveis de inundação.

Para a população de *Hura crepitans* a altura média de inundaç o foi de $0,41 \pm 0,28$ m com duraç o m dia de $35,65 \pm 19,96$ dias ano⁻¹, sendo que a altura e a duraç o de inundaç o m xima atingidas para essa esp cie foram $1,78 \pm 0,56$ m e $125,7 \pm 25,17$ dias. Considerando os valores m dios de inundaç o e a distribuiç o dos indiv duos no s tio amostral, constatou-se que os indiv duos jovens se encontravam em  reas topograficamente mais elevadas do relevo do que os indiv duos adultos ($t=2,302$; $P<0,05$; Figura 3). Foi observada uma fraca correla o, por m significativa, entre a inundaç o e o di metro dos indiv duos dessa populaç o (correla o de Pearson: $r=0,28$; $P<0,05$).

Discuss o

O n mero encontrado de plantas jovens em rela o a  rvores adultas nas popula es *Hura crepitans* e *Ocotea cymbarum*   um ind cio de que as plantas apresentam diferentes comportamentos regenerativos, embora ocorram em florestas em um mesmo est gio de sucess o: o cl max (Wittmann *et al.*, 2002). Embora neste estudo n o se tenha efetuado a contagem e/ou o recrutamento de pl ntulas das esp cies investigadas, na regi o do Paracuuba na RDSM, por exemplo, a densidade de pl ntulas registrada para *H. crepitans* e *O. cymbarum* foi de 1.70 pl ntula/m² e 0.50 pl ntula/m², respectivamente (Conserva, 2006). Em ambientes inund veis, a ocorr ncia tanto de pl ntulas, de indiv duos jovens e adultos em popula es de  rvores indica que as esp cies est o frequentemente se regenerando, sendo que o processo regenerativo est  diretamente atrelado ao est gio de sucess o da floresta, onde os est gios iniciais s o caracterizados por plantas com ciclos de vida curtos e com uma elevada taxa reprodutiva, os quais conferem a essas plantas uma vantagem durante o estabelecimento sob condi es ambientais extremas (Oliveira-Wittmann *et al.*, 2007). Segundo Conserva (2006), esp cies arb reas de est gios iniciais apresentam uma alta velocidade de emerg ncia de pl ntulas quando comparadas a plantas de est gios mais avan ados da s rie sucessional, j  que para essas plantas produzir um n mero menor de pl ntulas   uma estrat gia importante que contribui para uma menor mortalidade de pl ntulas de esp cies menos tolerantes que colonizam as florestas de v rzea alta.

As caracter sticas observadas na estrutura populacional de *Hura crepitans* e *Ocotea cymbarum* mostram que essas esp cies apresentam diferentes estrat gias ecol gicas de crescimento e pertencem, portanto, a diferentes grupos ecol gicos como definidos por Swaine & Whitmore (1988) que classificaram esp cies de  rvores em funç o da germina o de sementes e estabelecimento de pl ntulas em dois grupos principais: pioneiro e cl max. Assim, os maiores valores de DAP e  rea basal, volume e biomassa acima do solo encontrados em *H. crepitans* refletem as caracter sticas ecol gicas intr secas da esp cie. *H. crepitans*   uma planta frequente no estrato superior de florestas de v rzea alta cuja madeira   de baixa densidade, leve, com uma elevada taxa de incremento em di metro e um r pido crescimento em volume (Rosa, 2008), tendo frutos capsulares que explodem quando maduros e

dispersam suas sementes a uma distância de até 45 metros (Wittmann *et al.*, 2010); enquanto, *O. cymbarum* é uma planta ocasional no estrato superior e emergente de florestas de várzea alta, que apresenta madeira de alta densidade (Wittmann *et al.*, 2006b), baixas taxas de incremento diamétrico e um crescimento mais lento (Rosa, 2008).

Em florestas de várzea alta da RDS Mamirauá, indivíduos de *Hura crepitans* e de *Ocotea cymbarum* atingiram idades máximas de 195 e 122 anos, respectivamente (Rosa, 2008). As diferentes estratégias de crescimento dessas espécies, aparentemente, indicam que *H. crepitans* caracteriza uma espécie tipicamente pioneira de ciclo longo (> 100 anos) que apresenta crescimento rápido e que requer altos níveis de luz para germinar (Pianka, 1970; Swaine & Whitmore, 1988), porém com alta longevidade; enquanto *O. cymbarum* apresenta características de espécies tolerantes ao sombreamento, aquelas que apresentam uma baixa taxa de crescimento e que podem colonizar áreas com baixos níveis de luz (Pianka, 1970).

A duração da inundação e a altura da coluna de água na área investigada condizem com os níveis de inundação registrados para as florestas de várzea alta da Amazônia Central (Ayres, 1993; Junk *et al.*, 1989; Wittmann *et al.*, 2002). No entanto, se observou claramente que essa floresta de várzea alta apesar de localizada em ambientes sujeitos a uma menor intensidade de inundação em comparação a florestas de várzea baixa, apresenta ainda assim, uma amplitude de inundação bastante variável e, de certa maneira, imprevisível. Nesses ambientes, os padrões de sedimentação e de erosão são determinados pela duração e altura da inundação (Wittmann *et al.*, 2004).

Segundo Schöngart & Junk (2007) desde o ano de 1903 foram registrados 62 eventos ENSO (La Niña=29 e El Niño=33), os quais exerceram influência direta tanto na duração da fase aquática quanto na altura máxima dos níveis de água atingidos em áreas alagáveis da Amazônia Central durante os anos de ocorrência. Nos anos de ocorrência do El Niño, a inundação atinge os menores níveis, o que resulta na extensão da fase terrestre ou do período de vegetação, favorecendo o estabelecimento (Wittmann & Junk, 2003), a longevidade e oportunidade de regeneração das espécies e, ainda, o crescimento das plantas (Schöngart *et al.*, 2004, 2005).

Na população de *Hura crepitans* a diferença encontrada na posição topográfica de indivíduos jovens em relação aos adultos pode ter ocorrido em consequência da dispersão de suas sementes em diferentes períodos de inundação da área, principalmente, durante os anos de La Niña favorecendo o transporte das sementes a longas distâncias e o estabelecimento das plantas mais jovens em cotas altas de relevo. Eventos La Niña também podem ter contribuído para uma alta taxa de mortalidade de plantas localizadas em ambientes mais baixos do relevo, já que se postula que as espécies colonizadoras das florestas de várzea alta são, por sua origem, ecótipos provenientes de florestas de terra firme nas adjacências (Kubitzki, 1989) e, portanto, menos tolerantes a extremos ambientais, como uma inundação severa e duradoura. Durante esses eventos a inundação atingiu níveis máximos ocasionando um aumento do número de dias em que as plantas

ficam submersas com redução do período de vegetação e da atividade metabólica das plantas (Schöngart *et al.* 2004, 2005; Schöngart & Junk, 2007).

É provável que a dispersão de sementes pela água em diferentes períodos com inundação determine a posição topográfica de sementes, plântulas e árvores nestes ambientes (Dasmaceno-Junior *et al.*, 2005). No entanto, a capacidade das espécies em se adaptar e colonizar esses ambientes reflete a combinação de diferentes estratégias de colonização associadas aos tipos de dispersão, à morfologia das plântulas, ao investimento em crescimento inicial, à alocação de biomassa e, ainda, ao padrão de recrutamento das plântulas (Conserva 2006). Apesar de *H. crepitans* e *O. cymbarum* dispersarem suas sementes para outros sítios durante a fase aquática, o sucesso no estabelecimento dessas espécies nessas áreas pode ser diretamente influenciado por anos consecutivos de seca.

Agradecimentos

Ao convênio INPA/Max-Planck por toda estrutura e apoio logístico concedidos para a execução da pesquisa, ao CNPq pelo apoio financeiro e bolsa de estudo do primeiro autor e ao Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá pelo apoio financeiro e disponibilização da estrutura física para a realização de coleta no campo.

Referências bibliográficas

- AYRES, J.M. 1993. *As matas de várzea do Mamirauá*. MCT- CNPQ- Programa do trópico úmido, Sociedade Civil Mamirauá, Brasil.
- CAMPBELL, D.G.; STONE, J.L. & ROSAS Jr, A. 1992. A comparison of the phytosociology and dynamics of three (várzea) forests of known ages, Rio Juruá, Western Brazilian Amazon. *Botanical Journal of Linnean Society* 108: 213-237.
- CANNELL, M.G.R. 1984. Woody biomass of forest stands. *Forest Ecology and Management* 8: 299-312.
- CATTANIO, J.H.; ANDERSON, A.B. & CARVALHO, M.S. 2002. Floristic composition and topographic variation in a tidal floodplain forest in the Amazon Estuary. *Revista Brasileira de Botânica* 25(4): 419-430.
- CHAVE, J.; ANDALO, C.; BROWN, S.; CAIRNS, M.A.; CHAMBERS, J.Q.; EAMUS, D.; FÖLSTER, H.; FROMARD, F.; HIGUCHI, N.; KIRA, T.; LESCURE, J.-P.; NELSON, B.W.; OGAWA, H.; PUIG, H.; RIÉRA, B. & YAMAKURA, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- CONSERVA, A. dos S. 2006. *Germinação de sementes, emergência e recrutamento de plântulas de dez espécies arbóreas das Várzeas das reservas de desenvolvimento sustentável Amanã e Mamirauá, Amazônia Central*. Tese de doutorado, INPA/UFAM, Manaus, Brasil.
- DAMASCENO-JUNIOR, G.A.; SEMIR, J.; SANTOS, F.A.M. & LEITÃO-FILHO, H. F. 2005. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. *Flora* 200:119–135.
- EBDON, D. 1998. *Statistics in Geography*. Basil Blackwell, Oxford.
- FERREIRA, L.V. 2000. Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forest: implications for future design of protected areas. *Biodiversity and Conservation* 9:1-14.
- JUNK, W.J. & PIEDADE, M.T.F. 2005. The Amazon River Basin. In: Fraser, L. H. & Keddy, P.A. (eds.): *The World's Largest Wet Lands: Ecology and Conservation*. pp. 63-117. Published by Cambridge University Press.

- JUNK, W.J. 1980. As áreas inundáveis – Um desafio para a Limnologia. *Acta Amazonica* 10 (4): 775-795.
- JUNK, W.J. 1983a. As águas da região amazônica. In: Salati, E. (ed.): *Amazônia: Desenvolvimento, Integração e Ecologia*. pp. 44-99. Brasiliense, São Paulo.
- JUNK, W.J. 1983b. Aquatic Habitats in Amazonia. *The Environmentalist* 3(5): 24-34.
- JUNK, W.J. 1984. Ecology of the várzea floodplain of Amazonian white water rivers. In: Sioli, H. (ed.): *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. pp. 216-243. Dr. W.J. Junk Publishers, Dordrecht.
- JUNK, W.J.; BAYLEY, P.B. & SPARKS, R. 1989. The Flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D.P. (ed.): *Proceedings of the international Large River Symposium*, Canadian Special Publication for Fisheries and Aquatic Sciences 106:110-127.
- KUBITZKI, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* 162: 285–304.
- MELACK, J.M. & HESS, L.L. 2010. Remote sensing of distribution and extent of wetlands in the Amazon Basin. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schongart, J. & Parolin, P. (eds.): *Amazon Floodplain Forest: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Ecological Studies. pp.42-58. Ecological Studies. Heidelberg: Springer Verlag.
- OLIVEIRA-WITTMANN, A.; PIEDADE, M.T.F.; PAROLIN, P. & WITTMANN, F. 2007. Germination in four low-varzea tree species of Central Amazonia. *Aquatic Botany* 86: 197–203.
- PIANKA, E.R. 1970. On r- and K-selection. *Nature* 104: 592–597.
- PIEPADE, M.T.F.; WORBES, M. & JUNK, W.J. 2001. Geo-ecological controls on elemental fluxes in communities of higher plants in Amazonian floodplains. In: M.E. McClain; R.L. Victoria & J.E. Richey (eds.): *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. pp. 209-234. Oxford University Press, New York.
- QUEIROZ, H.L. 2005. A Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá. *Estudos avançados* 19 (54):183-203.
- ROSA, S.A. 2008. *Modelos de crescimento de quatro espécies madeireiras de Floresta de Várzea da Amazônia Central por meio de métodos dendrocronológicos*. Dissertação de mestrado, INPA/UFAM, Manaus, Brasil.
- SCHÖNGART, J. & JUNK, W.J. 2007. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. *Journal of Hydrology* 335: 124–132.
- SCHÖNGART, J.; PIEDADE, M.T.F.; WITTMANN, F.; JUNK, W.J. & WORBES, M. 2005. Wood growth patterns of *Macrolobium acaciifolium* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia* 145: 454–461.
- SCHÖNGART, J., JUNK, W.J., PIEDADE, M.T.F., AYRES, J.M., HÜTTERMANN, A. & WORBES, M. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño–Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* 10: 683–692.
- SIOLI, H. 1991. *Amazônia: Fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais*. 3ª Edição. Vozes, Petrópolis.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- TERBORGH, J. & ANDRESEN, E. 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology* 14:645–664.
- WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; BRITO, J.M. de; OLIVEIRA-WITTMANN, A.; PIEDADE, M.T.F.; PAROLIN, P.; JUNK, W.J. & GUILLAUMET, J.L. 2010. *Manual de árvores de várzea da Amazônia Central: taxonomia, ecologia e uso*. Editora INPA, Manaus.
- WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; MONTERO, J.C.; MOTZER, T.; JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F.; QUEIROZ, H.L. & WORBES, M. 2006a. Tree species composition and diversity gradients in wither-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33 (8):1334–1347.

WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; PAROLIN, P.; WORBES, M.; PIEDADE, M.T.F. & JUNK, W.J. 2006b. Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding. *IAWA Journal* 27 (3): 255-268.

WITTMANN, F.; JUNK, W.J. & PIEDADE, M.T.F. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest Ecology and Management* 196: 199–212.

WITTMANN, F. & JUNK, W.J. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography* 30 (10): 1533-1544.

WITTMANN, F.; ANHUF, D. & JUNK, W.J., 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote sensing techniques. *Journal Tropical Ecology* 18:805–820.

WORBES, M.; KLINGE, H.; REVILLA, J.D. & MARTIUS, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of varzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 3:553-564.

WORBES, M.; PIEDADE, M.T.F. & SCHÖNGART, J. 2001. Holzwirtschaft im Mamirauá-Projekt zur nachhaltigen Entwicklung einer Region im Überschwemmungsbereich des Amazonas. *Forstarchiv* 72:188–200.