

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
Programa Integrado de Pós-graduação em Biologia Tropical e Recursos  
Naturais**

**DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA DA POPULAÇÃO DE QUATRO  
ESPÉCIES MADEIREIRAS EM UMA FLORESTA SAZONALMENTE  
ALAGÁVEL NA RESERVA DE DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL  
MAMIRAUÁ, AMAZÔNIA CENTRAL**

**TATIANA ANDREZA DA SILVA MARINHO**

Manaus, Amazonas  
Março, 2008

**TATIANA ANDREZA DA SILVA MARINHO**

**DISTRIBUIÇÃO E ESTRUTURA DA POPULAÇÃO DE QUATRO  
ESPÉCIES MADEIREIRAS EM UMA FLORESTA SAZONALMENTE  
ALAGÁVEL NA RESERVA DE DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL  
MAMIRAUÁ, AMAZÔNIA CENTRAL**

**ORIENTADOR:** Dr. Florian Wittmann

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em BOTÂNICA.

Manaus, Amazonas  
Março, 2008

M 338 Marinho, Tatiana Andreza da Silva

Distribuição e estrutura da população de quatro espécies madeireiras em uma floresta sazonalmente alagável na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazônia Central / Tatiana Andreza da Silva Marinho. – Manaus: INPA/UFAM, 2008.

xi,73f.:il.(algumas color.).

Dissertação (mestrado)—INPA/UFAM, 2008.

Orientador: Dr Florian Wittmann

Área de concentração: Botânica

1. Ecologia de população 2. Áreas alagáveis 3. Manejo – Conservação.

I.Título.

CDD 19ª ed.574.5264

### **Sinopse**

Estudou-se a distribuição e a estrutura de população de quatro espécies arbóreas em 7,5 hectares de florestas de várzea alta no Setor Jarauá da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazônia Central. Níveis de inundação e de radiação fotossinteticamente ativa foram avaliados.

Palavras-chave:

Florestas alagáveis, ecologia de populações arbóreas, várzea, manejo e conservação.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao Divino Criador, detentor de todos os mistérios existentes, que tudo sabe tudo vê e que tudo pode, e sem o qual nada seria possível.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia pelo apoio oferecido para a realização do curso de pós-graduação em Botânica.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas pela concessão da bolsa de estudos, fundamental para a execução do projeto de pesquisa.

À Secretaria Municipal de Educação pelo incentivo e liberação para o desenvolvimento da pesquisa.

Ao Dr. Florian Wittmann pelo desafio de ter aceitado me orientar, além de proporcionar a oportunidade de aprendizagem e de crescimento profissional.

Aos meus colegas de curso: Josephina, Antônio Leitão, Lourdes, Mário Terra, Mário Fernandez, Lena, Liliane, Eduardo, Eva, André, Karla, Sejana e Thaysa, pela oportunidade de tê-los conhecido e por todo estímulo no decorrer do curso.

À Helcineide Andrade e Giselle Marques, secretárias do curso da Botânica, pelas conversas e todo apoio desprendidos durante o curso.

A todos os membros do projeto MAUÁ/INPA/Max-Planck: Maitê, Keillah Mara, Auristela, Jochen, Sônia, Aline, Teresinha, Astrid Wittmann, Juliana, Lúcia, Valdeney, Edvaldo e Celso. Obrigada pessoal por todo apoio e contribuição dada, direta ou indiretamente, durante a execução do meu projeto.

Aos técnicos de campo do Instituto Mamirauá, “Zé Pretinho” e “Jackson do Pandeiro”, responsáveis pela identificação das plantas e pela segurança de todos durante o trabalho no campo.

À Marcelo Moreira (*Pinguêla*), meu amigo e irmão do coração, por todo apoio e carinho, principalmente, nos momentos de alta tensão e de desânimo. Muito obrigada, pelos *simbora*, não liga pra torcida, e por acreditar em mim!

À minha irmã de coração, Janaina Barbosa Pires (*Jana*), pelos valores ensinados, pela amizade sincera, carinho e atenção dada e compartilhada sempre e em todos os momentos, apesar da distância geográfica que nos separa.

À minha fiel amiga, Astrid Liberato, pela amizade, confiança, fidelidade e pelos ensinamentos e valores morais repassados durante os longos anos que nos conhecemos, os quais foram fundamentais para minha formação profissional e crescimento pessoal. Muito obrigada querida!

Aos amigos queridos Robson Rodrigues, Marta Claudia, Rossana, Iêda Amaral, Átila Oliveira e Francisca Dionísia, pelos ensinamentos, incentivos e longas conversas enriquecedoras.

À Genimar Julião pela amizade, pelas longas e agradáveis conversas, críticas e sugestões dadas ao projeto, as quais foram fundamentais para o meu aprendizado e melhoria profissional e pessoal.

Em especial, agradeço à Nete (Marinete Martins), minha grande amiga, que foi mais do que amiga, foi minha mãe e minha irmã, foi o meu porto seguro nos momentos difíceis e de alegria, antes e durante a realização do curso. Pessoa essencial na minha melhoria como ser humano. Obrigada amiga pela amizade, pela confiança e por me permitir fazer parte da sua família!

E a todas as pessoas que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste estudo: meu muito obrigada!

*“Bem-aventurado o homem que acha sabedoria, e o homem que adquire conhecimento, porque é melhor a sua mercadoria do que artigos de prata, e maior o seu lucro que o ouro mais fino”*

(Livro dos Provérbios, 3:13-14)

## RESUMO

As várzeas amazônicas abrangem uma área de cerca de 200.000 Km<sup>2</sup> e são periodicamente inundadas por rios de água branca ricos em sedimentos oriundos dos Andes e encostas pré-andinas. As florestas de várzea estão ameaçadas pelo desmatamento para a agricultura e a bovinocultura, além da intensa exploração de espécies madeireiras de forma insustentável. O objetivo deste estudo foi descrever a distribuição espacial e a estrutura da população de quatro espécies madeireiras em função de variáveis ambientais em uma floresta de várzea alta na RDS-Mamirauá, para auxiliar na elaboração de planos de manejo sustentáveis destas espécies. O estudo foi conduzido no setor Jarauá na RDS-Mamirauá, no município de Alvarães, AM. Uma área de 7,5 hectares foi amostrada, onde todos os indivíduos com altura  $\geq 1,0$ m das espécies *Hura crepitans*, *Guarea guidonia*, *Sterculia elata* e *Ocotea cymbarum* foram mapeados e tiveram a altura e o diâmetro medidos. Foram estimadas área basal, volume e biomassa acima do solo nas populações das quatro espécies. A altura e a duração da inundaç o m xima de 2006 foram medidas em todos os indiv duos e calculadas para anos anteriores com base no n vel de  gua registrado no porto de Manaus desde 1903. Os n veis de radia o fotossinteticamente ativa (rPAR) foram registrados nos indiv duos  $\leq 10$  cm DAP (di metro na altura do peito). Um total de 344 indiv duos foi amostrado. *Ocotea cymbarum* foi a esp cie que apresentou o maior n mero de indiv duos ( $n=128$ ), seguido por *Hura crepitans* ( $n=91$ ), *Guarea guidonia* ( $n=83$ ) e *Sterculia elata* ( $n=42$ ). Do total de indiv duos amostrados de cada esp cie, *Hura crepitans* e *Sterculia elata* foram as que apresentaram a maior propor o de indiv duos com di metros  $\leq 10$  cm (51,6% e 62,7%, respectivamente), indicando uma alta taxa de estabelecimento nestas esp cies. A esp cie *Hura crepitans* apresentou os maiores valores de  rea basal, volume e biomassa acima do solo. As popula es de *Guarea guidonia*, *Hura crepitans*, *Ocotea cymbarum* e *Sterculia elata* foram sujeitas   altura m dia da coluna de  gua de  $0,10 \pm 0,08$ m,  $0,31 \pm 0,23$ m,  $0,36 \pm 0,22$ m e  $0,16 \pm 0,15$ m, correspondendo a um per odo de inunda o de  $10,9 \pm 7,4$  dias ano<sup>-1</sup>,  $27,4 \pm 18,0$  dias ano<sup>-1</sup>,  $31,5 \pm 17,0$  dias ano<sup>-1</sup> e  $15,9 \pm 13,3$  dias ano<sup>-1</sup>, respectivamente. Os n veis m dios de rPAR das popula es foram:  $3,2 \pm 1,8\%$  para *Hura crepitans*;  $2,5 \pm 1,4\%$  para *Sterculia elata*;  $1,9 \pm 0,7\%$  para *Ocotea cymbarum* e  $1,5 \pm 0,6\%$  para *Guarea guidonia*. As maiores varia es topogr ficas na distribui o de *Ocotea cymbarum* e *Hura crepitans* indicam que estas esp cies apresentam uma amplitude ecol gica de inunda o mais ampla do que *Sterculia elata* e *Guarea guidonia*. Apesar da pequena varia o e dos baixos valores de rPAR encontrados na  rea de estudo, os diferentes requerimentos por luz sugere diferentes nichos para as quatro esp cies. A estrutura populacional das quatro esp cies mostra que todas apresentam indiv duos que ultrapassam o di metro m nimo de corte de 50 cm estabelecido pela instru o normativa do IBAMA. Entretanto, a densidade de indiv duos ultrapassando esse di metro   muito baixa na  rea investigada. Se manejadas segundo esta instru o, as popula es das quatro esp cies em estudo podem correr risco de extin o na  rea. Por serem localizadas em regi es topograficamente altas, florestas de várzea alta est o sujeitas a uma baixa influ ncia da din mica hidro-geomorfol gica. Contudo, as varia es micro-topogr ficas parecem afetar diretamente na distribui o das esp cies arb reas estudadas nessas  reas.

## ABSTRACT

Amazonian white-water (várzea) floodplains cover an area of approximately 200.000 km<sup>2</sup> and are influenced by periodical inundations of sediment-rich white-water rivers originating from the Andes and the Andean foothills. Besides intense timber exploitation, várzea forests are endangered through an increasing conversion of forests into agricultural areas and pastures. The aim of the present study was to describe the spatial distribution and the population structure of four high-várzea timber species in dependence of abiotic variables within the Mamirauá Sustainable Development Reserve (MSDR), in order to contribute to the development of sustainable management plans. The study was conducted near the area of the community Jarauá, municipality of Alvarães, MSDR. All individuals  $\geq 1,0$ m height of the species *Hura crepitans*, *Guarea guidonia*, *Sterculia elata* and *Ocotea cymbarum* were inventoried on an area totalling 7.5 ha, and measured in dbh (diameter at breast height) and height. The basal area, volume, and aboveground wood biomass was estimated for each population. The height and period of inundation on all individuals was recorded during the highest water level 2006, and calculated for previous years basing on the daily water-level records of the Negro River at the harbour of Manaus since 1903. The relative photosynthetically active radiation (rPAR) was measured on all individuals  $\leq 10$  cm dbh. In total, 344 individuals were inventoried. *Ocotea cymbarum* showed the highest number of individuals (n=128), followed by *Hura crepitans* (n=91), *Guarea guidonia* (n=83) and *Sterculia elata* (n=42). The major proportion of the individuals of *Hura crepitans* and *Sterculia elata* were characterized by diameters  $\leq 10$  cm dbh (51.6%, and 62.7%, respectively), indicating high establishment rates in these species. *Hura crepitans* was the species with the highest basal area, volume, and aboveground wood biomass. The populations of *Guarea guidonia*, *Hura crepitans*, *Ocotea cymbarum*, and *Sterculia elata* were subjected to mean inundation heights of  $0.10 \pm 0.08$  m,  $0.31 \pm 0.23$  m,  $0.36 \pm 0.22$  m, and  $0.16 \pm 0.15$  m, corresponding to a mean period of inundation of  $10.9 \pm 7.4$  days year<sup>-1</sup>,  $27.4 \pm 18.0$  days year<sup>-1</sup>,  $31.5 \pm 17.0$  days year<sup>-1</sup> and  $15.9 \pm 13.3$  days year<sup>-1</sup>, respectively. Average rPAR amounted to  $3.2 \pm 1.8$  % in *Hura crepitans*;  $2.5 \pm 1.4$  % in *Sterculia elata*;  $1.9 \pm 0.7$  % in *Ocotea cymbarum* and  $1.5 \pm 0.6$  % in *Guarea guidonia*. The topographically variations in the populations of *Ocotea cymbarum* and *Hura crepitans* indicate wider amplitudes of distribution than that recorded in the populations of *Sterculia elata* and *Guarea guidonia*. Despite the low rPAR values and variations recorded within the study site, the different light requirements in each species suggest different ecological niches. The results about the population structure indicate that all species present individuals  $> 50$  cm dbh, which is the minimum logging diameter in the normative instructions established by the IBAMA. However, individual densities in these diameter classes were very low. If managed as suggested by the normative instructions, the populations of the investigated tree species maybe endangered with risk of extinction at the study site. Due to its topographically position, high-várzea forests are subjected to low impacts of the hydro-geomorphologic dynamic. However, the micro-topographical variations directly influence on the distribution of the studied tree species.



## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Área de estudo (círculo branco) localizada dentro da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM).....	17
Figura 2 - Desenho esquemático das parcelas contínuas localizadas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.....	18
Figura 3 - Nível máximo e mínimo da inundação na área investigada entre o período de 1903 a 2006. Zero é a cota de inundação de 28,84 metros sobre o nível do mar com referência ao Porto de Manaus.....	25
Figura 4 - Nível de inundação nas parcelas investigadas entre os anos de 1903 a 2006.....	25
Figura 5 - Distribuição dos indivíduos de quatro espécies arbóreas nas parcelas investigadas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (Parcelas C1 a C20= contínuas; Parcelas A1 a A10= aleatórias).....	26
Figura 6 - Distribuição diamétrica dos indivíduos amostrados (n=344) em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.....	27
Figura 7 - Distribuição da altura dos indivíduos amostrados (n=344) em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.....	27
Figura 8 - Distribuição dos indivíduos de quatro espécies arbóreas em parcelas amostradas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (Parcelas C1 a C20=contínuas; Parcelas A1 a A10 = aleatórias).....	28
Figura 9 - Distribuição diamétrica dos indivíduos das quatro espécies investigadas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.....	29
Figura 10 – Diâmetro médio de quatro populações de espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.....	30
Figura 11 - Distribuição da altura dos indivíduos das quatro espécies investigadas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.....	31
Figura 12 - Altura média de quatro populações de espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.....	32
Figura 13 - Relação entre a altura e o diâmetro das espécies <i>Guarea guidonia</i> (n=83), <i>Hura crepitans</i> (n=91), <i>Ocotea cymbarum</i> (n=128) e <i>Sterculia elata</i> (n=42) em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (—Linear).....	33
Figura 14 - Distribuição da área basal e do volume em diferentes classes diamétricas de quatro espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.....	34

- Figura 15 - Biomassa estimada para quatro populações de espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão...35
- Figura 16 - Distribuição da biomassa acima do solo em diferentes classes diamétricas de quatro espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.....36
- Figura 17 - Níveis de inundação máximo, mínimo e média geral em que quatro populações de espécies arbóreas foram sujeitas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.....37
- Figura 18 - Amplitude de distribuição espacial dos indivíduos de quatro espécies arbóreas entorno da média de inundação (m) de cada população (Gg=*Guarea guidonia*; Hc=*Hura crepitans*; Oc=*Ocotea cymbarum*; Se=*Sterculia elata*). Zero= média da inundação.....38
- Figura 19 - Proporção de indivíduos de quatro espécies arbóreas que se localizaram em níveis acima e abaixo da média geral de inundação de cada população (MDC= Centro de distribuição espacial médio). Valores médios com erro padrão.....38
- Figura 20 - Distribuição dos valores médios de inundação dos indivíduos de quatro populações arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (MDC= Centro de distribuição espacial médio). Valores médios com erro padrão.....39
- Figura 21 - Relação entre a altura de inundação e as categorias de tamanho dos indivíduos de quatro espécies arbóreas 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 ( $\alpha < 0,05$ ) dos níveis de inundação.....41
- Figura 22 - Níveis de radiação fotossinteticamente ativa (rPAR%) para quatro populações de espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.....42
- Figura 23 - Proporção de indivíduos de quatro espécies arbóreas nos níveis acima e abaixo da média geral de radiação (rPAR%) para cada população (MDC= Centro de distribuição espacial médio). Valores médios com erro padrão.....43
- Figura 24 - Amplitude de distribuição espacial dos indivíduos de quatro espécies arbóreas entorno da média de rPAR(%) de cada população (Gg=*Guarea guidonia*; Hc=*Hura crepitans*; Oc=*Ocotea cymbarum*; Se=*Sterculia elata*). Zero=média da radiação.....43
- Figura 25 - Relação entre a rPAR (%) e os diâmetros dos indivíduos jovens de quatro espécies arbóreas de uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.(n=125;  $p < 0,05$ ).....44

## SUMÁRIO

	Página
SINOPSE.....	ii
AGRADECIMENTOS.....	iii
RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	viii
1 INTRODUÇÃO .....	1
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	5
2.1 O conceito de pulso de inundação .....	5
2.2 Efeitos da inundação sobre as árvores.....	6
2.3 Fitogeografia das florestas de várzea .....	7
2.3.1 Tipos florestais da várzea.....	7
2.3.2 Florística e diversidade das florestas de várzea .....	8
2.3.3 Dinâmica sucessional na várzea .....	11
2.4 Uso e importância econômica das florestas de várzea.....	13
3 OBJETIVOS .....	15
3.1 Geral .....	15
3.2 Específicos .....	15
4 MATERIAL E MÉTODOS.....	16
4.1 Descrição da área de estudo.....	16
4.3 Delineamento amostral.....	18
4.4 Espécies selecionadas .....	19
4.5 Coleta de dados.....	20
4.5.1 Cota de inundação da área e a posição topográfica dos indivíduos .....	21
4.5.2 Radiação Fotossinteticamente Ativa (rPAR).....	21
4.6 Análises dos dados .....	22
4.6.1 Estrutura das populações.....	22
4.6.2 Fatores abióticos: inundação e rPAR.....	23
4.6.3 Distribuição das populações .....	23
4.6.4 Análise estatística.....	24

5 RESULTADOS .....	25
5.1 Cota de inundação no sítio amostral .....	25
5.2 Estrutura das populações .....	26
5.3 Inundação e distribuição das populações .....	36
5.4 A Radiação fotossinteticamente ativa e as populações.....	42
6 DISCUSSÃO .....	45
6.1 A distribuição das espécies .....	45
6.2 Estrutura das populações .....	49
6.3 Implicações para o manejo florestal .....	51
7 CONCLUSÕES .....	55
8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	56

## 1 INTRODUÇÃO

A Amazônia é a maior floresta tropical do mundo e abrange uma área de aproximadamente 7 milhões de km<sup>2</sup> (Salati *et al.*, 1998) que inclui todos os estados da região norte do Brasil e grande parte dos países vizinhos entre as Guianas e a Bolívia (Ribeiro *et al.*, 1999). Esta região é formada por dois principais tipos de vegetação: a vegetação de terra firme, o tipo mais representativo e que não sofre influência da inundação periódica, e a vegetação inundável de várzea e igapó (Prance, 1980; Pires e Prance, 1985).

Segundo Piedade *et al.* (2001), as áreas alagáveis da Amazônia compreendem cerca de 20% da região quando se inclui nessa classificação todo o conjunto de corpos d'água, como igarapés, rios, paranás, lagos e manguezais distribuídos em toda a sua extensão. Entretanto, considerando somente as áreas que estão situadas ao longo de grandes rios da região, as várzeas e os igapós representam somente 6% da Amazônia (Junk, 1993).

Prance (1979) classificou as várzeas e os igapós como os principais tipos de áreas de inundação da Amazônia, que se diferem tanto pela química quanto pela coloração de suas águas e que apresentam características estruturais e florísticas exclusivas (Junk, 1989). A origem dessas áreas está diretamente associada às flutuações do nível do mar e à deposição de sedimentos nas regiões Andinas ocorridas durante o Pleistoceno (Irion *et al.*, 1995).

As várzeas abrangem aproximadamente 200.000Km<sup>2</sup> (Ayres, 1993; Junk, 1993; Junk e Piedade, 2005) e são periodicamente inundadas por rios de águas brancas ou barrentas do rio Amazonas e de seus afluentes, apresentam pH próximo da neutralidade, níveis de visibilidade variando de 10 a 50cm, alto teor de nutrientes minerais e de sedimentos provenientes dos Andes e encostas Pré-Andinas (Ayres, 1993; Junk, 1984; Sioli, 1991).

Ecologicamente, as várzeas são extremamente importantes porque regulam os ciclos biogeoquímicos e hidrológicos influenciando diretamente o clima regional, apresentam uma alta diversidade de espécies e elevado nível de endemismo (Junk, 1997a, 2000b), fornecem abrigo, proteção e alimento para a fauna (Goulding, 1997; Waldhoff *et al.*, 1996; Waldhoff e Alencar, 2000), além de serem essenciais no processo de estocagem de água (Ferreira *et al.*, 1999).

Os substratos aluviais da várzea, por serem constantemente renovados pela inundação periódica e apresentarem uma alta abundância de bioelementos como o Na, Ca, Mg, K e P essenciais para o crescimento das plantas, são considerados os mais férteis e produtivos da região (Furch, 1997, 2000; Junk, 2000a). Devido a essas características, as várzeas são as regiões rurais mais densamente povoadas da Amazônia (Junk, 1998; Piedade e Junk, 2000).

As várzeas são fundamentais para manter as populações humanas residentes nessas áreas, já que oferecem diferentes recursos e possibilidades de uso, como a pesca, a agricultura de subsistência, a silvicultura, a criação de animais e o turismo (Junk, 2000 a,b). No entanto, essas áreas são altamente dinâmicas e controladas pelo pulso de inundação (Junk *et al.*, 1989). As diferenças das condições hídricas induzidas pelo pulso de inundação determinam todos os processos produtivos nesse ecossistema como o período de produção, a área disponível para a produção, o acesso à área e ainda a probabilidade de perdas parcial ou total da produção ocasionada, principalmente, pelos processos erosivos (Junk, 2000a).

A hidrodinâmica da várzea também influencia diretamente os processos sucessionais naturais, favorecendo a diferenciação entre habitats que são mais e menos inundados e, conseqüentemente, a composição, a riqueza de espécies e as características estruturais das florestas nesses ecossistemas.

As florestas de várzea alta são consideradas clímax apresentando uma ampla variedade de habitats e de nichos ecológicos, uma copa com estrutura bastante complexa, mas com estratificações bem definidas, uma alta riqueza de espécies e uma baixa densidade de indivíduos vegetais quando comparadas com outros tipos florestais da várzea (Wittmann *et al.*, 2002). Segundo os mesmos autores, as florestas de várzea alta resultam em um processo de sucessão natural de florestas tardias de várzea baixa. Devido às taxas de sedimentação reduzidas, este processo pode durar milhares de anos. Possivelmente, por serem localizadas em terraços fluviais pleistocênicos, as várzeas altas podem ser tipos florestais regressivos, formados por florestas de terra firme que foram invadidos pela migração lateral dos rios (Wittmann *et al.*, 2002).

Devido à estrutura e à riqueza de espécies dessas florestas serem quase similares às de florestas de terra firme, estas são consideradas uma unidade de vegetação em transição entre florestas inundáveis e florestas não inundáveis (Wittmann *et al.*, 2002).

As florestas de várzea, principalmente as várzeas altas, possuem uma alta proporção de espécies utilizadas para o abastecimento do setor madeireiro. Segundo Worbes *et al.* (2001), aproximadamente 50 espécies são utilizadas como madeiras nessas florestas alagáveis, entretanto, poucas são de interesse comercial (e.g. *Virola surinamensis*, *Calophyllum brasiliense*, *Calycophyllum spruceanum*, *Ocotea cymbarum*, *Maquira coriacea*, *Hura crepitans* e *Ceiba pentandra*).

No estado do Amazonas, a maior proporção (75%) da madeira utilizada na indústria de compensado e laminado provém de florestas alagáveis de várzea, pela facilidade de acesso e por possuírem alta diversidade, riqueza e abundância de espécies incluindo àquelas com alto valor comercial, que abastecem os mercados locais, regionais e mesmo internacionais (Lima *et al.*, 2005).

A extração de madeira em áreas inundáveis é uma atividade economicamente importante devido, principalmente, ao baixo custo e à facilidade no transporte da madeira quando comparada com florestas de terra firme. Nessas áreas as árvores são cortadas durante a fase terrestre e removidas durante a fase aquática (Albernaz e Ayres, 1999; Barros e Uhl, 1995). Apesar disso, ainda não há políticas governamentais voltadas diretamente e especificamente à exploração dos recursos florestais em áreas alagáveis, o que de certa forma contribui para a exploração insustentável desses recursos.

Entre as décadas 70 e 90 a exploração intensificada de madeira de forma insustentável para o abastecimento das indústrias de compensados e laminados, associada à ausência de conhecimento sobre os processos regenerativos e de crescimento das espécies, culminou no desaparecimento de muitas espécies madeiras dos mercados locais e regionais (Higuchi *et al.*, 1994; Schöngart *et al.*, 2007). Essas espécies foram rapidamente substituídas por outras espécies com o mesmo potencial de exploração e comercialização como, por exemplo, *Hura crepitans*, *Ocotea cymbarum* e *Sterculia elata*. Contudo, o cenário de exploração e extração intensificada insustentável permaneceu.

De acordo com Barros e Uhl (1995), no início dos anos 70, a construção de estradas facilitou o acesso a grandes extensões da Bacia Amazônica contribuindo para o aumento da taxa de desmatamento e das atividades de exploração da madeira nas florestas de terra firme da região. Isso, de certa forma, veio a mascarar a importância das florestas de várzea para esse setor.

A exploração madeireira em florestas alagáveis é uma atividade econômica bastante viável, pois pode criar alternativas de renda para as populações locais, principalmente pelo baixo custo de investimento, facilidade de acesso e transporte das toras e, ainda, por ocasionar um menor impacto à área quando comparada à extração de madeira em áreas de terra firme que utiliza máquinas pesadas para o arraste da madeira (Barros e Uhl, 1999). Entretanto, a ausência de informações científicas sobre os processos ecológicos e dinâmicos das populações de plantas mantém e contribui para a utilização insustentável desses recursos.

Dessa forma, o entendimento sobre mecanismos de dispersão, regeneração florestal, estratégias de colonização e crescimento e ainda, uma acurada identificação taxonômica e conhecimento sobre o estoque de madeira das espécies potencialmente exploráveis, torna-se necessário para o desenvolvimento de políticas governamentais voltadas a exploração racional, planejada e sustentável dos recursos florestais da várzea.

Assim, este estudo se propôs investigar a estrutura e a dinâmica populacional de quatro espécies madeireiras, em uma floresta de várzea alta da RDS Mamirauá com o intuito de contribuir para a ampliação do conhecimento sobre os possíveis processos ecológicos que afetam a distribuição e a estrutura populacional dessas espécies nessa região; além de auxiliar no desenvolvimento de planos de manejo sustentáveis para essas espécies na RDS Mamirauá, Amazônia Central.



## 2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 O conceito de pulso de inundação

As planícies inundáveis são áreas que periodicamente se alagam pelo fluxo lateral de rios e lagos e/ou pela precipitação direta ou pela água do subsolo, resultando em um ambiente físico-químico característico que faz com que os diversos organismos da biota desenvolvam adaptações morfológicas, anatômicas, fisiológicas, fenológicas e/ou etológicas (Junk *et al.*, 1989). Essas áreas são fortemente influenciadas pelo pulso de inundação que permite oscilações previsíveis e imprevisíveis de amplas áreas entre uma fase terrestre e uma fase aquática (Junk, 1980, 1983a e b; Junk *et al.*, 1989; Junk e Piedade, 2005; Piedade *et al.*, 2001). O pulso é a principal força responsável pela existência, produtividade e pelas interações na biota de sistemas alagáveis, pois determina a distribuição de espécies nas planícies inundáveis, regula a produção e a decomposição, além de manter uma alta fertilidade no nível da água e do solo (Junk *et al.*, 2000; Junk e Krambeck, 2000).

As planícies de inundação de rios podem ser classificadas de acordo com a frequência de oscilação, amplitude, previsibilidade, quantidade de substâncias dissolvidas e suspensas introduzidas pelo alagamento e cobertura vegetal (Junk, 1997b, 2000b). A oscilação do nível das águas do rio Amazonas e da maioria de seus tributários depende do regime hídrico da área de captação, sendo ainda, caracterizados por um pulso de inundação monomodal previsível e de grande amplitude, enquanto que áreas alagáveis ao longo de igarapés e em pequenas depressões são caracterizados por um pulso polimodal pouco previsível e de baixa amplitude (Junk e Piedade, 2005).

Na Amazônia Central a amplitude média de inundação dos grandes rios é de 10 metros. Nessa região, as árvores podem ficar inundadas por até 230 dias ano<sup>-1</sup>, o que permite a essas plantas adaptarem-se às condições específicas do sistema alagável, além de constituírem comunidades com estruturas características (Junk *et al.*, 1989). Apesar disso, não há em qualquer outra área do mundo plantas que tolerem ficar tanto tempo totalmente ou parcialmente submersas (Ayres, 1993).

## 2.2 Efeitos da inundação sobre as árvores

O primeiro efeito da inundação de uma área é o declínio abrupto da concentração de oxigênio disponível no solo, que é consumido por microorganismos e plantas aquáticas, originando uma baixa taxa de difusão no solo e, conseqüentemente, mudanças nas funções metabólicas das plantas (Kozlowski e Pallardy, 1984).

Como resposta ao estresse ocasionado pelo longo período de inundação e às condições de anoxia do ambiente, comunidades arbóreas de florestas de várzea desenvolveram uma ampla variedade de estratégias adaptativas que incluem a formação de raízes adventícias (Wittmann e Parolin, 2005; De Simone *et al.*, 2002), lenticelas e aerênquima nas raízes (Ferreira, 2006; Ferreira *et al.*, 2006; Worbes, 1997), além da redução do metabolismo durante a fase aquática que se caracteriza pela inibição na assimilação de nitrogênio nas folhas (Parolin *et al.*, 2002), diminuição da atividade fotossintética, alterações na fenologia foliar e reprodutiva (Parolin, 2000a; Wittmann e Parolin, 1999) incluindo mudanças na taxa e no tempo de germinação, na forma de dispersão de sementes (Kubitzki e Ziburski, 1994; Parolin *et al.*, 2004; Oliveira-Wittmann *et al.*, 2007a), na dormência cambial e na formação de anéis de crescimento nas árvores (Worbes, 1985; Schöngart *et al.*, 2002).

A dinâmica geomorfológica da várzea que inclui os processos de sedimentação-erosão também é um fator que contribui para o estabelecimento da vegetação e adaptações das árvores nessas áreas (Campbell *et al.*, 1992; Kalliola *et al.*, 1991; Salo *et al.*, 1986; Wittmann *et al.*, 2004). O grau de adaptação da vegetação é diretamente influenciado pelo potencial adaptativo das diferentes espécies, pela periodicidade da inundação, pela velocidade da água, pela taxa de sedimentação e ainda, pelo tempo em que a áreas foram colonizadas (Junk, 1984).

A inundação associada às estratégias de colonização das plantas resulta em um zoneamento de espécies ao longo do gradiente de inundação tanto em áreas de várzea quanto de igapó (Ayres, 1993; Ferreira, 1991, 1997, 2000; Piedade, 1985; Piedade *et al.*, 2005; Worbes, 1997; Junk, 1989; Wittmann *et al.*, 2002; Wittmann e Junk, 2003).

O claro zoneamento de espécies observado em florestas de várzea se torna bastante evidente quando se avalia a origem e a evolução das espécies arbóreas. O

estresse ocasionado pela inundação é considerado um fator determinante da adaptação evolutiva de plantas, que permanecem episodicamente ou permanentemente inundadas, resultando numa ampla variedade de adaptações bioquímicas, moleculares e morfológicas que, conseqüentemente, atuam sobre o crescimento e o sucesso reprodutivo da vegetação nessas áreas (Jackson e Colmer, 2005).

Segundo Kubitzki (1989), muitas espécies que hoje habitam as florestas de várzea são ecótipos provenientes de florestas de terra firme nas suas adjacências, que desenvolveram, ao longo do tempo, mecanismos de adaptação à inundação periódica (Ayres, 1993; Wittmann *et al.*, 2004; Wittmann e Junk, 2003). Assim, plantas que ocupam cotas mais baixas são mais tolerantes a inundação e apresentam uma maior quantidade de adaptações do que aquelas que ocupam cotas mais altas (Wittmann *et al.*, 2002). Mesmo assim, a inundação pode ser considerada um fator limitante para comunidades pouco inundadas, pois as espécies que colonizam terrenos relativamente altos, talvez, ainda não desenvolveram adaptações tão efetivas à inundação como espécies em terrenos baixos.

## **2.3 Fitogeografia das florestas de várzea**

### **2.3.1 Tipos florestais da várzea**

Junk (1989) classificou as florestas de várzea e igapó na região de Manaus em três tipos baseado na substituição das comunidades em relação ao tempo de inundação. São eles: 1) as comunidades arbustivas que se estabelecem a partir da cota de 21 metros sobre o nível do mar (s.n.m.) e estão sujeitas à inundação por cerca de 270 dias por ano; 2) a comunidade arbórea média que se estabelece a partir da cota de 23 metros s.n.m. e é inundada por cerca de 230 dias por ano; e 3) a comunidade arbórea alta que se estabelece a partir da cota de 25 metros s.n.m. e é inundada por cerca de 140 dias por ano.

Segundo Ayres (1993), as florestas de várzeas apresentam três tipos fisionômicos característicos e em diferentes estágios de sucessão: as restingas (florestas) alta e baixa e o chavascal. As restingas altas estão localizadas em áreas topograficamente mais elevadas da várzea e estão sujeitas a inundação de 2 a 4 meses por ano e com a profundidade variando entre 1 a 2.5 metros. A restinga

baixa é uma transição entre a restinga alta e o chavascal e permanece inundada por um período de 4 a 6 meses por ano. O chavascal é inundado durante cerca de 6 a 8 meses com uma profundidade média de 6-7 metros. Entretanto, o termo “restinga” utilizado por Ayres (1993) não é adequado porque descreve ecossistemas com vegetação característica das áreas costeiras do Brasil (Rizzini, 1997).

Segundo Wittmann *et al.* (2004) aproximadamente 60 a 70% da várzea Amazônica é coberta por florestas que, teoricamente, se estabelecem em áreas de borda de florestas com dossel fechado onde as cotas de inundação são inferiores a 7,5 metros. Wittmann *et al.* (2002) classificaram a tipologia florestal da várzea em várzea alta e várzea baixa em função do regime de inundação, composição de espécies e estrutura da floresta. De acordo com esses autores, a ocorrência desses dois tipos de habitat reflete a topografia do ambiente.

As florestas de várzea baixa se estabelecem onde a média anual da coluna d'água é maior que 3 metros com período de inundação maior que 50 dias por ano, enquanto, as florestas de várzea alta se estabelecem onde a média anual da coluna d'água é menor que 3 metros com período de inundação anual menor que 50 dias por ano (Wittmann *et al.*, 2002). Esses dois tipos florestais são caracterizados pela dominância de espécies arbóreas típicas. Na várzea baixa, ocorrem diferentes estágios de sucessão natural sendo que a complexidade arquitetural da floresta e a diversidade de espécies aumentam com a diminuição da influência da inundação e da idade da floresta. Na várzea alta ocorre um único estágio de sucessão, o estágio clímax, caracterizado por uma elevada riqueza de espécies, arquitetura da floresta com estratificações bem definidas e uma maior dinâmica das populações vegetais do que em florestas de várzea baixa (Wittmann *et al.*, 2002).

### 2.3.2 Florística e diversidade das florestas de várzea

Em áreas inundáveis da Amazônia, os estudos fitossociológicos e florísticos de comunidades florestais foram mais frequentes em áreas de várzea do que em áreas de igapó. Os levantamentos publicados sobre florestas de várzea da Amazônia totalizam uma área de aproximadamente 63 hectares (Wittmann *et al.*, 2006a) enquanto nos igapós a área inventariada não chega a 20 hectares (Rodrigues, 2007). A maioria desses levantamentos considerou apenas indivíduos

adultos ou árvores com diâmetros maiores que 10 cm, poucos consideraram a regeneração florestal que inclui indivíduos arbóreos pequenos e com diâmetros menores que 10 cm (e.g. Nebel *et al.*, 2001a; Wittmann *et al.*, 2006a).

Dos levantamentos botânicos realizados por Wittmann *et al.* (2004) em florestas de várzea da RDS Mamirauá e nas proximidades de Manaus, na Amazônia Central, um total 222 espécies de plantas arbóreas e 2609 indivíduos maiores que 10 cm de diâmetro foram registrados em uma área amostral de 5,24 hectares. As famílias botânicas mais importantes foram Leguminosae, Rubiaceae, Euphorbiceae e Annonaceae. Na floresta de várzea baixa as espécies mais importantes foram *Vitex cymosa*, *Tabebuia barbata* e *Piranhea trifoliata*, enquanto que na várzea alta, *Spondias monbim*, *Pouteria procera* e *Aspidosperma riedelii* foram as mais importantes. Esses autores constataram que as florestas de várzea nas redondezas de Manaus são menos diversas do que as florestas de várzea da RDS Mamirauá.

Nebel *et al.* (2001b) inventariando 9 hectares de florestas de várzea na região da Amazônia Peruana registraram um total de 321 espécies de plantas maiores que 10cm de diâmetro. As famílias Leguminosae, Euphorbiaceae, Annonaceae e Lauraceae foram as mais importantes. Arecaceae e Meliaceae foram as mais importantes na várzea alta, enquanto Rubiaceae, Lecythidaceae, Sapotaceae e Chrysobalanaceae foram as mais importantes na várzea baixa. Na várzea alta, as espécies *Maquira coriacea*, *Guarea macrophylla*, *Terminallia oblonga*, *Spondias mombin*, *Ceiba pentandra* e *Hura crepitans* apresentaram o maior nível de importância, e na várzea baixa, as espécies *Campsiandra angustifolia*, *Licania micrantha*, *Parinari excelsa* e *Calycophyllum spruceanum* foram as mais importantes. As espécies características de ambos os tipos de habitat foram *Drypetes amazonica*, *Inga stenoptera*, *Maquira coriacea* e *Pouteria reticulata*.

Wittmann e Junk (2003) avaliando a regeneração em florestas de várzea alta e baixa na RDS Mamirauá registraram um total de 611 indivíduos, 134 espécies e 49 famílias botânicas em uma área de apenas 1885m<sup>2</sup>, sendo que do total de espécies observadas 46,5% eram restritas a ambientes de várzea baixa. As famílias mais importantes foram Euphorbiaceae, Rubiaceae, Moraceae e Annonaceae que juntas detinham mais do que 42% de todos os indivíduos amostrados; enquanto que as espécies *Adelia ricinella*, *Symmeria paniculata* e *Virola calophylla* foram as mais importantes.

A diversidade tende a aumentar no sentido leste-oeste tanto em florestas inundáveis quanto em florestas não inundáveis (ver Steege *et al.*, 2003, 2006). Porém, com mais de 1000 espécies arbóreas tolerantes à inundaç o, as florestas de várzea s o as florestas alagáveis mais ricas em espécies do mundo (Wittmann *et al.*, 2006a).

Avaliando a composiç o e diversidade florística de 44 inventários realizados em florestas de várzea da Bacia Amazônica, Wittmann *et al.* (2006a) evidenciaram que as cinco famílias botânicas mais importantes nesses ecossistemas foram: Leguminosae, Euphorbiaceae, Bombaceae, Moraceae e Areacaceae. Entre os tipos florestais, as famílias mais importantes foram Arecaceae, Moraceae, Annonaceae e Meliaceae, na várzea alta e Bombacaceae, Flacourtiaceae, Cecropiaceae, Capparaceae e Lauraceae, na várzea baixa. As famílias Leguminosae e Euphorbiaceae foram as mais representativas para ambos os tipos florestais. Em relaç o à composiç o de espécies das florestas de várzea alta e baixa, as espécies *Pseudobombax munguba*, *Laetia corymbulosa* e *Crataeva benthamii* foram as mais importantes na várzea baixa e *Brosimum lactescens*, *Theobroma cacao* e *Hura crepitans*, na várzea alta. *Pseudobombax munguba*, *Euterpe oleraceae* e *Astrocaryum chonta* foram as espécies características para ambos os tipos florestais (Wittmann *et al.*, 2006a). Segundo os autores, as florestas de várzea apresentaram uma similaridade florística média de aproximadamente 30% podendo atingir similaridade máxima de até 70% na várzea baixa enquanto na várzea alta a similaridade florística média chegou a 12%, entretanto, a similaridade máxima não ultrapassou 30%.

Quando comparadas com as florestas de terra firme onde podem ser encontradas até 300 espécies arbóreas por hectare maiores que 10cm de diâmetro (Oliveira, 1997; Ribeiro *et al.*, 1999), as florestas de várzea apresentam um menor número de espécies. Em uma floresta de várzea localizada na Reserva Mamirauá, no Estado do Amazonas, Wittmann *et al.* (2004) encontraram 172 espécies de árvores por hectare, o maior número já registrado para uma floresta de várzea. Nebel *et al.* (2001b) na regi o baixa do Rio Ucayali na Amazônia Peruana, registraram 141 espécies ha<sup>-1</sup>, enquanto Campbell *et al.* (1992) na regi o do Rio Juruá no Estado do Amazonas, 106 espécies ha<sup>-1</sup>; já Balslev *et al.* (1987) na Regi o do Napo, Equador, 146 espécies ha<sup>-1</sup> e Inuma (2006) na Reserva Amanã no Estado do Amazonas, 156 espécies ha<sup>-1</sup>.

A distribuição e a composição da vegetação em florestas tropicais são influenciadas por diversos fatores, os quais variam em função da escala de interesse e de análise (Condit *et al.*, 2000; Pitman *et al.*, 1999). Em pequena escala ou em estudos de populações, a heterogeneidade das variáveis físicas do habitat (Clark *et al.*, 1999; Harms *et al.*, 2004; Svenning, 2001; Tuomisto *et al.*, 1995), as características físico-químicas do solo (Burnet *et al.*, 1998; Ruokolainen *et al.*, 1997; Tuomisto *et al.*, 1995), a disponibilidade de luz, a topografia e a geomorfologia (Cardoso e Schiavini, 2002; Sollins, 1998) são os fatores determinantes dos padrões de distribuição e de composição das espécies vegetais. Breen *et al.* (1988) ressaltam que, há dificuldades em se definir claramente quais os fatores ambientais que são responsáveis pela composição e distribuição de espécies em florestas inundáveis, visto que as essas áreas cobrem zonas de transição entre habitats aquáticos e terrestres. Ainda assim, para áreas alagáveis esses padrões são determinados pelo pulso de inundação (Junk *et al.*, 1989; Kozlowski, 1984).

### 2.3.3 Dinâmica sucessional na várzea

A sucessão florestal é caracterizada pela substituição de espécies em um habitat seguindo uma mudança gradual desde o estágio inicial até os estágios tardios, o que ocorre sob condições particulares do ambiente (Ricklefs, 1993). Essa mudança está geralmente associada às perturbações ambientais e, portanto, pode ser classificada em dois tipos: sucessão primária onde ocorre o estabelecimento e desenvolvimento de comunidades de plantas em habitats recém formados e com ausência de vida; e, sucessão secundária onde ocorre um tipo de substituição da comunidade por outra em um hábitat já perturbado naturalmente ou não (Ricklefs, 1993; Krebs, 1985; Pinto-Coelho, 2002).

Segundo Wittmann *et al.* (2004), dois tipos de sucessão distintos ocorrem nas florestas de várzea: a sucessão alogênica que resulta de modificações impostas por fatores externos ou fatores abióticos e a sucessão autogênica que resulta de modificações impostas por fatores gerados pela própria comunidade vegetal ou fatores bióticos. A sucessão alogênica está diretamente associada às mudanças decorrentes do dinamismo geomorfológico da várzea, que inclui a deposição de sedimentos e a elevação dos níveis topográficos, que resultam em menor estresse

de inundação e favorecem o estabelecimento de espécies (Kalliola *et al.*, 1991). A sucessão autogênica ocorre quando a comunidade vegetal já se encontra estável.

A dinâmica sucessional de florestas de várzea na Amazônia Central é determinada em função das características das espécies dominantes, que apresentam diferentes estratégias de colonização e ciclos de vida. Devido a estas características são classificadas em espécies de estágio inicial e pioneiras de sucessão primária e espécies de sucessão secundária (Worbes, 1997).

Os estágios iniciais de sucessão primária e secundária são formados por *stands* monoespecíficos que apresentam ciclos de vida curtos, crescimento rápido e baixa densidade da madeira, como as espécies *Salix martiana* e *Alchornea castaneifolia* e várias espécies do gênero *Cecropia*. Ao longo do processo sucessional, estas espécies são substituídas por espécies com crescimento mais lento que habitam o sub-bosque da floresta. Nos estágios mais avançados ou tardios de sucessão ocorrem tanto espécies emergentes com ciclo de vida longo e com madeira de alta densidade quanto espécies subdominantes com ciclo de vida curto (Worbes *et al.*, 1992). No estágio sucessional inicial as árvores do dossel das florestas de várzea atingem 10-15 metros de altura, enquanto que nos estágios tardios as árvores atingem 30-35 metros de altura, passando de uma camada monoestratificada para uma camada multiestratificada bem definida (Wittmann *et al.*, 2002).

Geralmente, durante a seqüência sucessional, as modificações na estrutura e na dinâmica da floresta promovem um maior número de nichos ecológicos, uma diminuição da taxa de incremento radial na madeira (Schöngart *et al.*, 2000; Parolin, 2000b; Worbes, 1997) e um aumento na densidade da madeira de espécies arbóreas dominantes que permite um maior acúmulo de biomassa aérea (Schöngart *et al.*, 2000; Worbes *et al.*, 1992).

Fatores abióticos como tempo de inundação, radiação e sedimentação também mudam no decorrer do processo sucessional de florestas de várzea. Nos estágios iniciais de sucessão, os níveis de sedimentação, inundação e radiação são altos e diminuem no decorrer da sucessão natural dessas áreas (Wittmann *et al.*, 2004; Wittmann e Junk, 2003).

Segundo Wittmann *et al.* (2004), a sucessão natural altera as condições geomorfológicas das florestas de várzea. Assim, nos estágios iniciais de sucessão ocorre uma alta deposição de sedimentos ocasionando um aumento do nível



topográfico e conseqüente diminuição dos níveis e do tempo de inundação, favorecendo o estabelecimento da vegetação de estágios subseqüentes.

Outro fator a ser considerado durante a sucessão é a diminuição dos níveis de radiação no interior das florestas em estágios sucessionais tardios (Wittmann e Junk, 2003). Segundo (Bazzaz,1990), a quantidade de luz incidente no chão da floresta está diretamente relacionada à arquitetura da copa e à distribuição da vegetação, assim a energia radiante disponível pode ser extremamente baixa próximo ao chão das florestas nos estágios tardios de sucessão.

## **2.4 Uso e importância econômica das florestas de várzea**

As florestas inundáveis da Amazônia apresentam uma ampla variedade de usos, que incluem desde produtos florestais não madeireiros que são utilizados para diversos fins até produtos madeireiros que são utilizados para o abastecimento da indústria madeireira nos grandes centros comerciais.

Um estudo recente sobre o uso de árvores em florestas inundáveis da Amazônia quantificou um total de 135 espécies que são utilizadas para diversas finalidades (Wittmann e Oliveira-Wittmann, no prelo). Um pouco mais de 50% das plantas investigadas, neste estudo, eram utilizadas como produtos florestais não madeireiros, principalmente como produtos fitoterápicos, frutos comestíveis, plantas ornamentais, iscas para peixe e para a confecção de artesanatos. Esse e outros estudos evidenciaram que produtos florestais não madeireiros como óleos e resina, folhas para cobertura de casas, raízes medicinais, palmito e fibra têxtil são também bastante explorados na várzea (Kvist e Nebel, 2001; Nebel, 1999; Parolin, 2000b).

Em relação ao uso madeireiro, aproximadamente 30% da madeira extraída é diretamente utilizada na construção civil. O percentual restante é usado na carpintaria, na fabricação de móveis, na construção naval, na fabricação de compensados, na construção pesada e de dormentes e ainda na fabricação de paredes e assoalhos (Wittmann e Oliveira-Wittmann, no prelo).

As várzeas altas ocupam uma pequena proporção de florestas inundáveis e representam cerca de 12% das florestas de várzea na RDS Mamirauá no estado do Amazonas (Wittmann *et al.*, 2002). Entretanto, são nessas áreas que se encontram a maior proporção de espécies de valor econômico utilizadas para o abastecimento do setor madeireiro local, regional e internacional (Wittmann *et al.*, 2004).

Segundo Higuchi *et al.* (1994), cerca de 90% da madeira extraída no Estado do Amazonas provém das florestas de várzea, o que se deve, principalmente, ao baixo custo de energia e pela facilidade no transporte da madeira (Albernaz e Ayres, 1999; Barros e Uhl, 1995; Ohly e Junk, 1999). Em um hectare da floresta de várzea podem ser extraídos cerca de 90m<sup>3</sup> de madeira (Klenke e Ohly, 1993). As espécies madeireiras mais importantes da várzea são: *Virola surinamensis*, *Iryanthera surinamensis*, *Hura crepitans*, *Ceiba pentandra*, *Carapa guianensis*, *Calophyllum brasiliense*, *Copaifera sp.*, *Naucleopsis caloneura*, *Pseudobombax munguba*, *Piranhea trifoliata*, *Hevea brasiliensis* e *Manilkara amazonica* (Higuchi *et al.*, 1994).

Na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, o programa de manejo florestal da área foi estabelecido em 1998 utilizando um sistema de seleção policíclico baseado nas restrições legais e instruções normativas do IBAMA, órgão responsável pela regulamentação de planos de manejo de florestas naturais e recursos madeireiros da Amazônia Brasileira (Schöngart *et al.*, 2007). De acordo com a instrução normativa do IBAMA n°5, de 11 de dezembro de 2006, o diâmetro mínimo de corte de todas as espécies ficou estabelecido em 50cm e o ciclo de corte de 25 anos (DOU, 2006) com um máximo de retirada de 5 árvores por hectare.

No ano de 2003, as espécies mais exploradas do programa de manejo da RDS-Mamirauá foram principalmente aquelas com madeira de baixa densidade como *Ficus insipida*, *Hura crepitans*, *Maquira coriacea* e algumas espécies com madeira de alta densidade como *Ocotea cymbarum*, *Calycophyllum spruceanum* e *Piranhea trifoliata* (Schöngart *et al.*, 2007).

Em ambientes de várzea, a atividade de exploração madeireira de espécies de valor comercial, apesar de exercer uma forte pressão sobre a floresta, representa, segundo Bentes-Gama *et al.* (2002) uma alternativa econômica mais viável do que a agricultura de subsistência. Entretanto, para a sustentabilidade dessas florestas é necessário o conhecimento de sua composição florística e estrutural, ciclo de vida, estratégias de adaptação à inundação e de crescimento das espécies.

### **3 OBJETIVOS**

#### **3.1 Geral**

- Descrever a distribuição espacial e a estrutura da população de quatro espécies madeireiras em função das variáveis ambientais radiação e cota de inundação em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá, visando auxiliar na elaboração de planos de manejo sustentáveis para estas espécies na região.

#### **3.2 Específicos**

- Conhecer a abundância, a dominância e a frequência das espécies selecionadas;
- Determinar a altura e a duração da inundação para cada indivíduo das espécies selecionadas;
- Determinar o nível de radiação fotossinteticamente ativa incidente em cada espécie;
- Determinar o centro médio de distribuição espacial das espécies selecionadas;
- Determinar a biomassa acima da superfície do solo e os estoques de madeira das espécies investigadas.

## 4 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Descrição da área de estudo

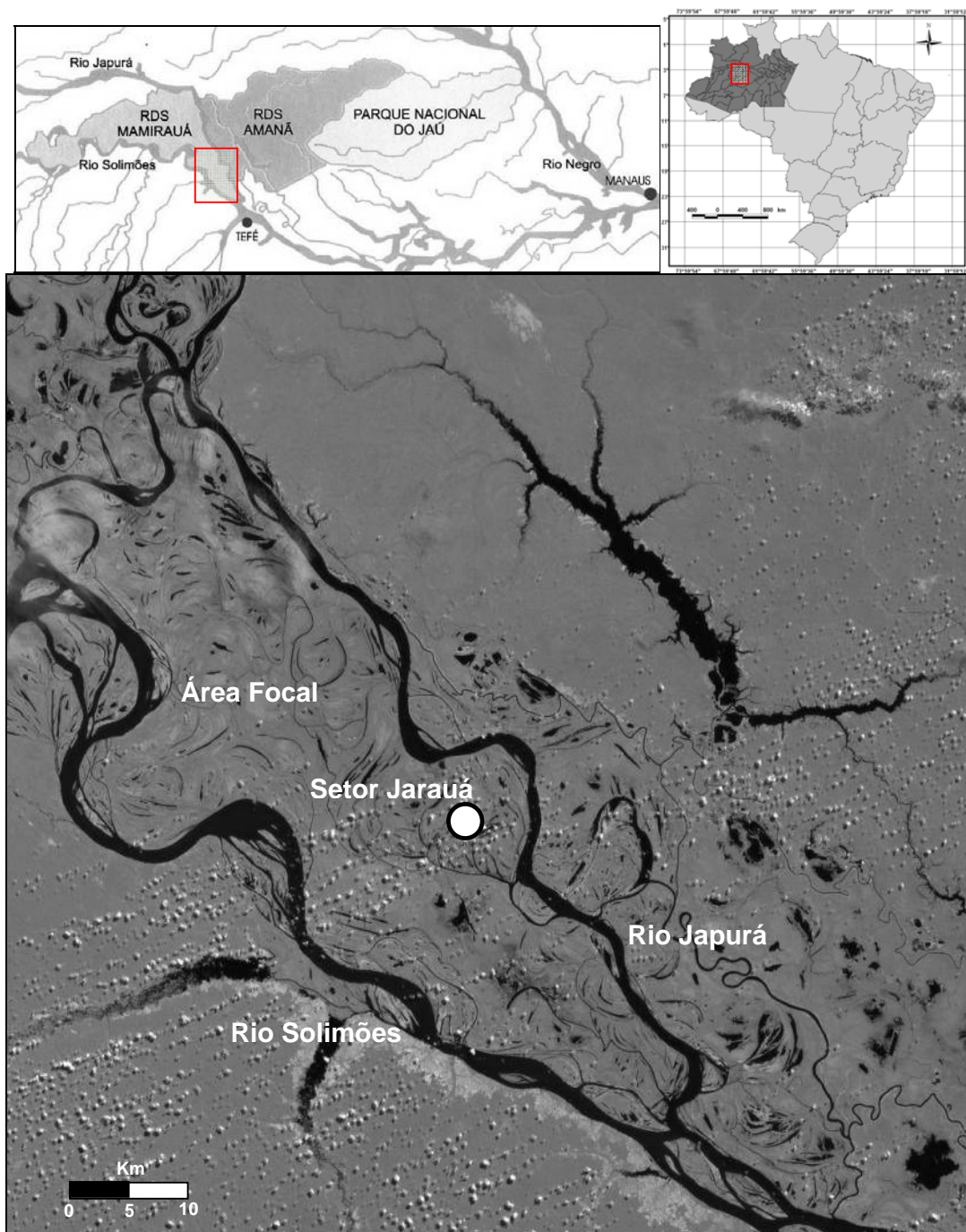
O estudo foi conduzido na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM) (20°51'S, 64°55'W) localizada na confluência dos Rios Japurá e Solimões, a cerca de 70 km a noroeste da cidade de Tefé, Estado do Amazonas (Figura 1).

Na área, a temperatura anual varia entre 25° e 28°C. Segundo o Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá em Tefé, entre os anos de 1996 a 2000 a precipitação média anual foi de 3000 mm.

A RDS Mamirauá foi criada em 1996 e abrange uma área de aproximadamente 1.120.000ha de planícies inundáveis de várzea. Nessa área a amplitude média de inundação é de 10 metros (Wittmann, 2001). Junto com a Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amaná (RDS-Amanã) e o Parque Nacional do Jaú (PNJ), estas três unidades de conservação compreendem uma área de aproximadamente 6,5 milhões de hectares que compõem o Corredor Central da Amazônia, considerado pela Organização das Nações Unidas (ONU) no ano de 2003, um Sítio Natural do Patrimônio Mundial.

As reservas de desenvolvimento sustentado têm por objetivo tanto promover a conservação da biodiversidade quanto assegurar a melhoria da qualidade de vida das populações residentes nestas unidades, por meio do incentivo, valorização e aperfeiçoamento das técnicas de manejo utilizadas por essas populações para a exploração racional dos recursos naturais (Queiroz, 2005).

A RDSM é a maior unidade de conservação em áreas alagáveis do Brasil e dedicada exclusivamente a proteger a várzea amazônica (Queiroz, 2005). A Reserva Mamirauá foi subdivida em duas partes: uma área focal que abrange um terço da área total da reserva destinada a proteção da fauna e da flora e uma área subsidiária complementar. A área focal ainda é subdividida em nove setores em função dos sistemas de lagos característicos da área.

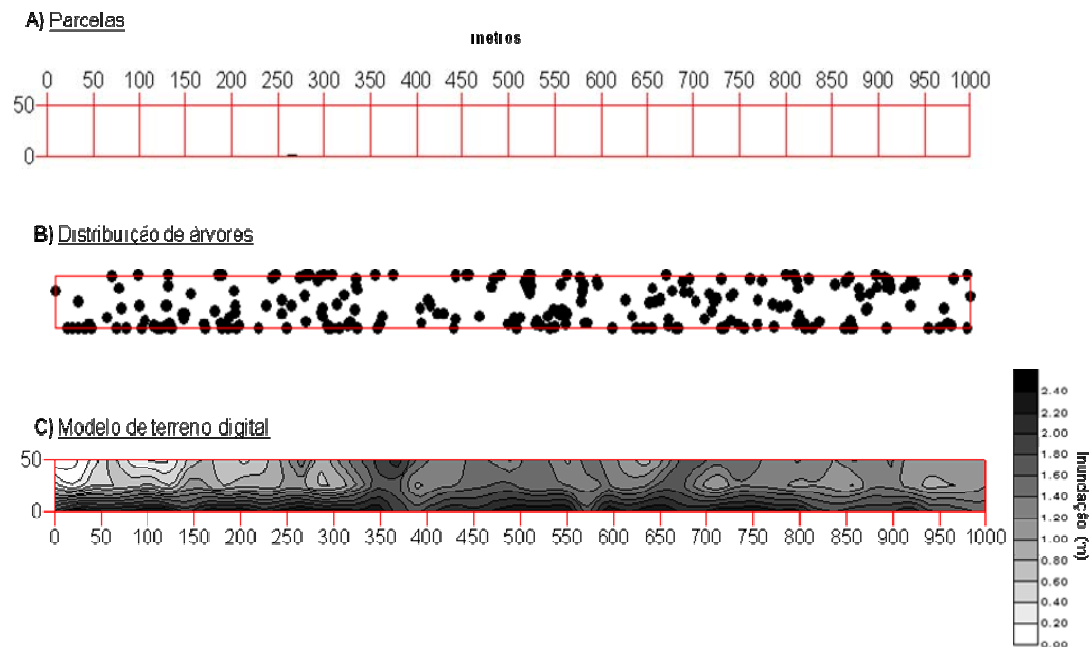


**Figura 1** – Área de estudo (círculo branco) localizada dentro da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM).

### 4.3 Delineamento amostral

A coleta de dados foi realizada na zona de proteção permanente da área focal da RDSM em uma floresta de várzea alta, no Paraná do Paracuúba nas proximidades da Comunidade São Raimundo do Jarauá, Setor Jarauá. Os dados foram coletados durante a fase terrestre nos meses de setembro de 2006 e abril de 2007.

Foram estabelecidas 30 parcelas de 2500m<sup>2</sup> cada (50m X 50m), sendo vinte (20) parcelas contíguas (Figura 2) e paralelas ao rio e dez (10) distribuídas aleatoriamente ao longo do Paraná do Paracuúba, perfazendo um total de área amostral de 7,5 ha. Cada parcela foi delimitada com fitas plásticas coloridas.



**Figura 2** – Desenho esquemático das parcelas contínuas localizadas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.

#### 4.4 Espécies selecionadas

As espécies escolhidas para este estudo foram *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae), *Sterculia elata* Ducke (Malvaceae), *Guarea guidonia* (L.) Sleumer (Meliaceae) e *Ocotea cymbarum* Kunth (Lauraceae), espécies arbóreas de estágios tardios e clímax de sucessão de florestas de várzea alta. Estas quatro espécies têm grande importância econômica principalmente para o setor madeireiro em florestas alagáveis de várzea.

*Hura crepitans* L.: conhecida popularmente na região como “assacú” é uma espécie arbórea, freqüente em áreas de florestas de várzea alta em estágio tardio de sucessão. A altura máxima da árvore varia entre 30-40 metros, a madeira é de baixa densidade variando de 0,36 a 0,42 g cm<sup>-3</sup> e a taxa de incremento anual varia de 4,2±4,1mm ano<sup>-1</sup> (Wittmann *et al.*, no prelo). Apresenta frutos capsulares que explodem quando maduros. É bastante explorada pelo setor madeireiro que utiliza sua madeira para a confecção, principalmente, de portas, compensados e bóias flutuantes. Apresenta látex branco aquoso, comum aos representantes da família, abundante e bastante tóxico, causando irritações quando em contato com a pele, além de ser utilizado como veneno para peixe (Wittmann *et al.*, no prelo).

*Sterculia elata* Ducke: conhecida popularmente como “tacacazeiro”, é uma espécie arbórea, decídua, emergente e freqüente no estrato superior de florestas de várzea alta. A altura máxima das árvores varia de 30-35 metros. Sua madeira é leve com densidade de 0,47 g cm<sup>-3</sup> (Schöngart, *com.pess.*). É muito utilizada para a fabricação de compensados, palitos, embalagens e canoas; seus frutos são apocárpicos e possuem sementes comestíveis. É uma espécie ornamental (Wittmann *et al.*, no prelo).

*Guarea guidonia* (L.) Sleumer: conhecida popularmente como “jitó”, é uma espécie arbórea, decídua, ocasional nos estratos superiores arbóreos de florestas de várzea alta. A altura máxima das árvores varia de 30-35 metros. A densidade da madeira é de 0,53 g cm<sup>-3</sup>, sendo utilizada na indústria da construção civil e da movelaria (Wittmann *et al.*, no prelo). Seus frutos são cápsulas deiscentes e arredondadas, geralmente, dispersados por pássaros (síndrome de dispersão por zoocoria) (Siqueira, 2006; Takahasi e Fina, 2004). O extrato de suas cascas possui propriedades laxantes, febrífugas e vermífugas. Encontra-se na lista de espécies da flora ameaçadas do Brasil (Wittmann *et al.*, no prelo).

*Ocotea cymbarum* Kunth: conhecida populamente como “louro-inamuí”, é uma espécie semi-decídua, ocasional no estrato superior e emergente de florestas de várzea alta. A altura máxima das árvores varia de 30-35 metros. Seus frutos são bagas oblongas geralmente dispersados por pássaros (Ferraz *et al.*, 2004). A madeira é considerada pesada com densidade de  $0,60 \text{ g cm}^{-3}$  e com taxa de incremento de  $3,0 \pm 1,8 \text{ mm ano}^{-1}$ , sendo muito utilizada na indústria da construção civil e da movelaria em geral (Wittmann *et al.*, no prelo). O óleo da madeira contém safrol, que em baixas concentrações, é utilizado na fabricação de fragrâncias e perfumes (Wittmann *et al.*, no prelo).

#### 4.5 Coleta de dados

Como critério de inclusão dos indivíduos das espécies investigadas foi estabelecido uma altura mínima de 1,0 metro para a amostragem. Todos os indivíduos das quatro espécies inclusos neste critério foram marcados e mapeados segundo o sistema de coordenadas X e Y, além de terem suas alturas e diâmetros medidos.

Para a marcação das plantas dentro de cada parcela foi efetuada a pintura dos troncos das grandes árvores com tinta óleo de cor vermelha e/ou amarela, enquanto que os indivíduos com DAP (diâmetro a altura do peito)  $\leq 10 \text{ cm}$  foram marcados com fitas plásticas de cores amarela e vermelha.

O DAP das árvores foi medido a 1,30 m do solo com auxílio de uma fita diamétrica. Em plantas com sapopemas (e.g. *Sterculia elata*), o DAP foi medido, acima destas, enquanto que as árvores com bifurcações (n=4 indivíduos) tinham todos os diâmetros registrados e somados. A medição dos indivíduos que apresentaram diâmetros  $\leq 4,0 \text{ cm}$  foi feita utilizando um paquímetro digital.

A altura das plantas foi medida com o auxílio de um aparelho clinômetro (Blume Leiss). Para indivíduos com altura  $\leq 3 \text{ metros}$ , as medidas de tamanho foram efetuadas utilizando-se uma vara e/ou trena.



#### 4.5.1 Cota de inundação da área e a posição topográfica dos indivíduos

A cota de inundação da área e a posição topográfica dos indivíduos arbóreos em relação à coluna d'água foram obtidas por meio do registro das marcas d'água visíveis nos troncos das árvores. As marcas eram referentes à inundação máxima da última cheia do ano de 2006.

Foram realizadas comparações com os níveis de inundação encontrados na área com níveis registrados pela Capitania dos Portos em Manaus. Isso se justifica pelo fato de que 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 (Schöngart *et al.*, 2005).

Para a área de estudo foi gerado um modelo digital de terreno utilizando o sistema de coordenadas X, Y e a cota de inundação da área (figura 2). O modelo foi gerado no programa Winsurf versão 5.0.

#### 4.5.2 Radiação Fotossinteticamente Ativa (rPAR)

As medidas dos níveis de radiação fotossinteticamente ativa (rPAR) somente foram efetuadas em indivíduos com diâmetros  $\leq 10$ cm. Para a obtenção dos níveis rPAR de cada indivíduo foi utilizado um fotômetro de integração quântica (Li 188b, Li-cor, Lincoln, Nebraska, USA) fixado na posição horizontal no chão da floresta. Foi efetuado um total de dez medidas para cada indivíduo sendo cinco (5) dentro da floresta e diretamente no indivíduo e cinco (5) fora da floresta onde a radiação era máxima. As medições de radiação direta e máxima foram realizadas simultaneamente para cada indivíduo em dias de sol entre 09h e 14h, horários de incidência solar máxima.

## 4.6 Análises dos dados

### 4.6.1 Estrutura das populações

Os aspectos estruturais das populações foram definidos em função da distribuição dos indivíduos nas diferentes classes de diâmetros, altura, volume, áreas basais e biomassa acima do solo. Os indivíduos também foram agrupados em duas categorias de tamanho: (1) jovens: indivíduos com altura maior que 1 metro e diâmetro <10 cm e (2) adultos: indivíduos com diâmetros  $\geq 10$  cm.

A área basal (AB) foi obtida utilizando a seguinte fórmula:

$$AB = \pi (DAP/2)^2$$

Onde, DAP é o diâmetro a altura do peito.

O volume (VOL) foi obtido multiplicando-se a área basal, a altura das plantas e o fator multiplicativo de 0,6.

A biomassa acima do solo das espécies foi estimada de forma indireta, aplicando-se o modelo alométrico desenvolvido por Cannel (1984) que utiliza os parâmetros DAP, densidade da madeira e altura das plantas. O modelo é descrito a seguir:

$$\text{Biomassa} = AB * ALT * DENS * 0,6$$

Onde,

AB= área basal em m<sup>2</sup>;

ALT= altura em metros;

DENS=densidade da madeira em g cm<sup>-3</sup>;

0,6 = fator de redução.

Os valores de densidade da madeira das espécies foram obtidos de Schöngart (2003) e Wittmann *et al.* (2006b) que realizaram estudos em parcelas permanentes de várzea alta vizinha às parcelas investigadas neste estudo.

O fator de redução ou coeficiente multiplicativo é utilizado na fórmula porque os troncos das árvores não crescem retilinearmente, havendo um afinamento do tronco em direção a copa.

#### 4.6.2 Fatores abióticos: inundação e rPAR

A cota de inundação de cada indivíduo foi obtida subtraindo-se as alturas das marcas d'águas nos troncos das árvores da cota de inundação máxima registrada no ano de 2006. Posteriormente, se calculou, a partir da cota obtida, o número de dias e a altura da inundação anual para todos os indivíduos das quatro espécies analisadas para um período de 103 anos (1903-2006), a base de dados da Capitania dos Portos de Manaus.

A partir dessas informações foi obtida a média de inundação em que cada população estava submetida nesse período. Ressalta-se que, essa base de dados somente foi utilizada para demonstrar que há um padrão na distribuição dos parâmetros estruturais das populações independente do período do tempo.

A radiação fotossinteticamente ativa para cada população de indivíduos jovens foi obtida pela proporção existente entre o valor de radiação incidente diretamente no indivíduo e a radiação máxima (Wittmann e Parolin, 1999).

#### 4.6.3 Distribuição das populações

A distribuição espacial dos indivíduos de cada população em função da inundação e da radiação fotossinteticamente ativa foi obtida utilizando o modelo de Ebdon (1998) que calcula o Centro de Distribuição Espacial Médio (Mean Spatial Distribution Center, MDC).

Com o MDC se obteve a distribuição dos indivíduos em função do desvio padrão da distância de cada indivíduo em relação à média ou “ótimo ecológico” de inundação e radiação de cada população.

#### 4.6.4 Análise estatística

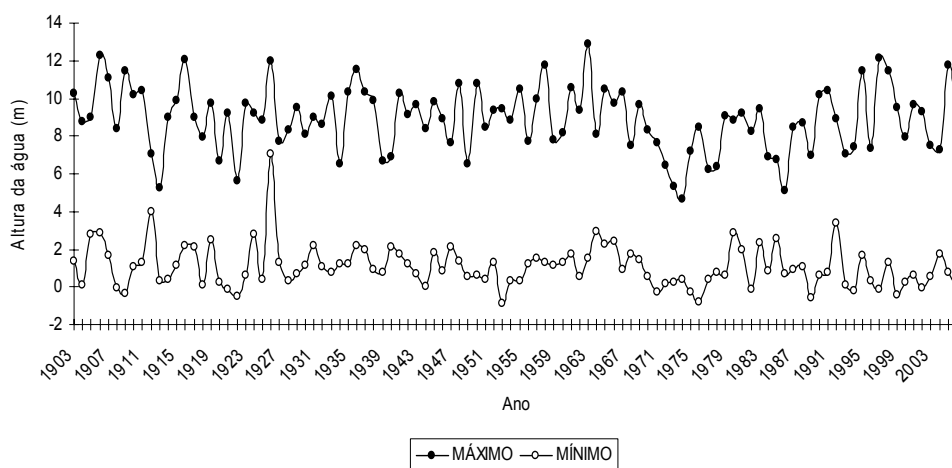
As análises estatísticas foram realizadas nos programas SYSTAT versão 10.2 e Microsoft Office Excel versão 11.0 para Windows.

Foram realizados testes de correlações simples de Pearson, Regressão simples e Análise de variância com um fator (ANOVA “one-way”) para avaliar os efeitos das variáveis ambientais.

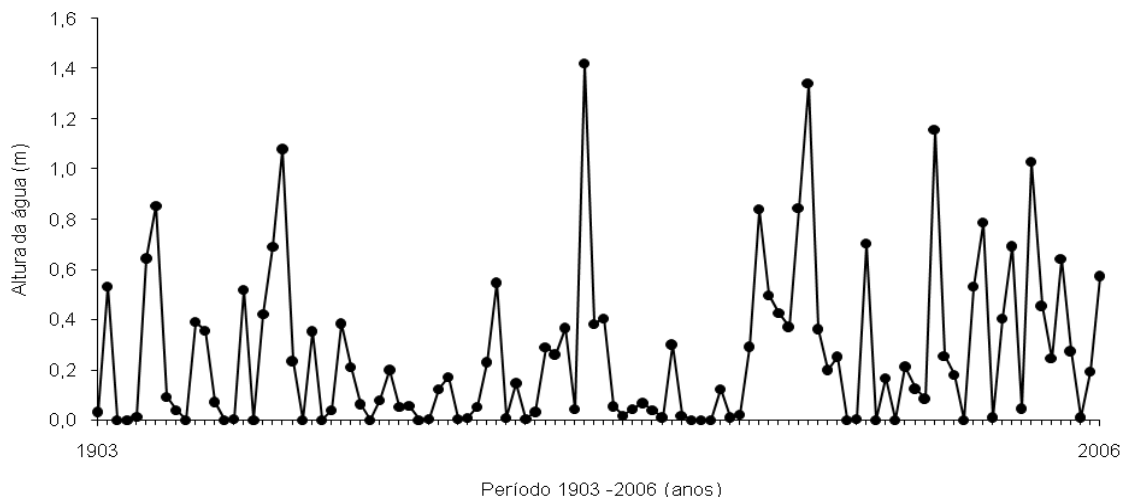
## 5 RESULTADOS

### 5.1 Cota de inundação no sítio amostral

A duração e a cota média da inundação na área de estudo foram de  $23,6 \pm 17,1$  dias ano<sup>-1</sup> e  $0,26 \pm 0,21$  metros, respectivamente. A figura 3 mostra a amplitude de inundação na área investigada entre 1903 e 2006. Durante esse período, a área foi inundada 78 vezes (Figura 4). Foi observada correlação entre o tempo de alagamento e a altura da água na área de estudo ( $r=0,98$ ;  $p<0,05$ ).



**Figura 3** - Nível máximo e mínimo da inundação na área investigada entre o período de 1903 a 2006. Zero é a cota de inundação de 28,84 metros sobre o nível do mar com referência ao Porto de Manaus.

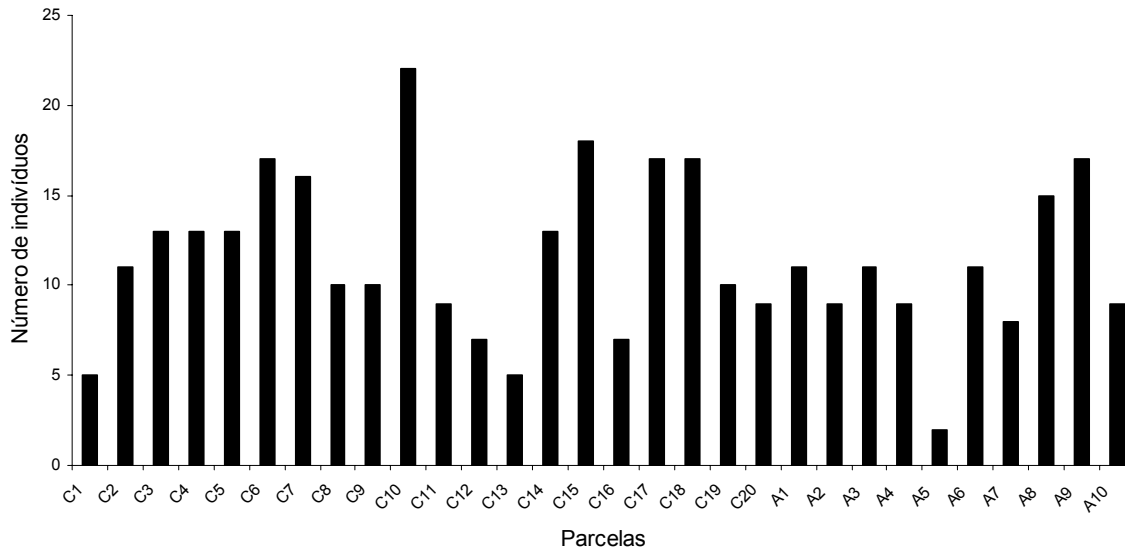


**Figura 4** – Nível de inundação nas parcelas investigadas entre os anos de 1903 a 2006.

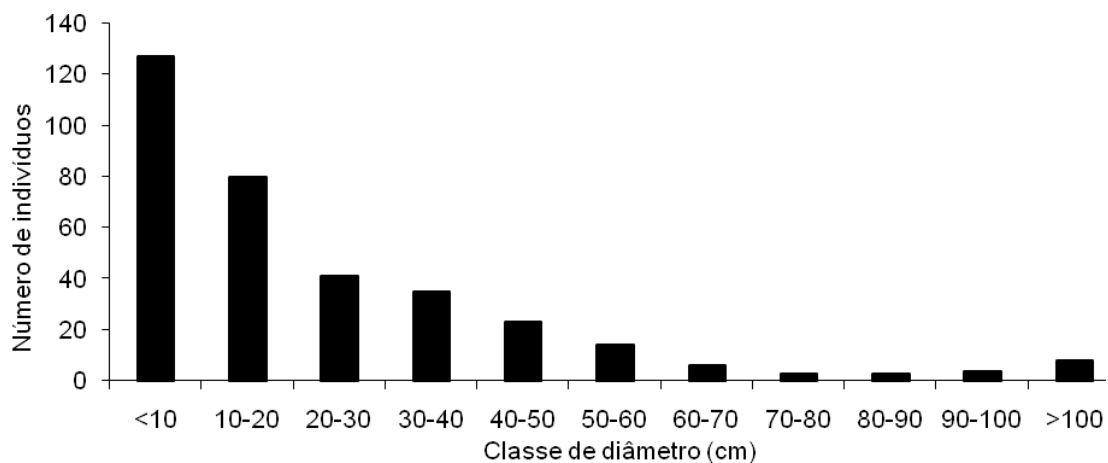
## 5.2 Estrutura das populações

Foi encontrado um total de 344 indivíduos das quatro espécies analisadas (Figura 5). O diâmetro dos indivíduos variou de 0,5 cm a 144,7 cm e a altura de 1 a 39 metros. A distribuição diamétrica apresentou uma típica curva em forma de J invertido, sendo que 36,9% (n=127) do número total de indivíduos amostrados apresentaram diâmetros menores que 10 cm (Figura 6) e 24,4% tinham altura entre 5 e 10m (Figura 7).

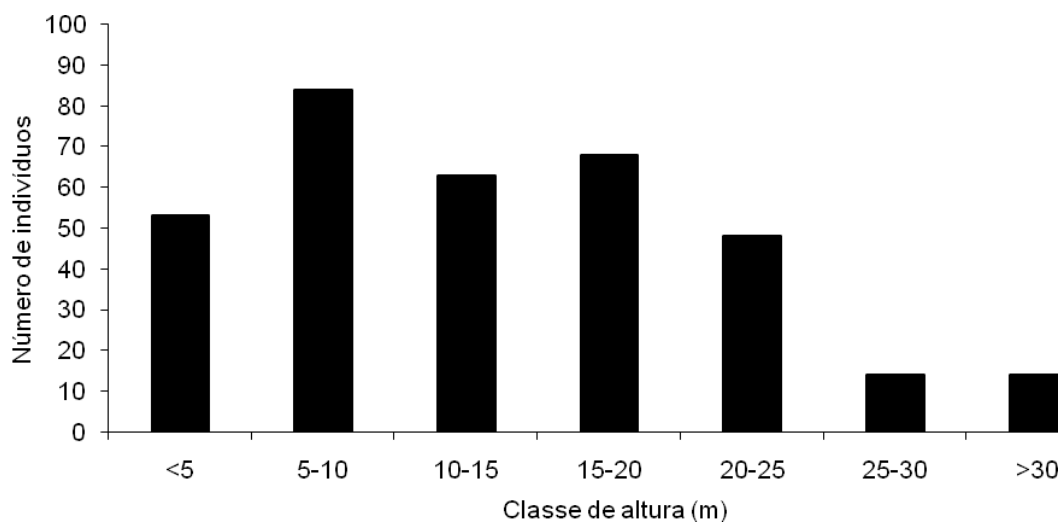
A espécie *Ocotea cymbarum* apresentou o maior número de indivíduos (n=128), seguindo de *Hura crepitans* (n=91), *Guarea guidonia* (n=83) e *Sterculia elata* (n=42). A figura 8 mostra a frequência das espécies em cada parcela. O número médio de indivíduos dessas espécies encontrado por parcela amostrada de 2500 m<sup>2</sup> foi de 4,2; 3; 2,7 e 1,4 (indivíduos/parcela, n=30), enquanto que, a densidade por hectare de floresta foi de 17; 12,1; 11 e 5,6 (indivíduo ha<sup>-1</sup>), respectivamente.



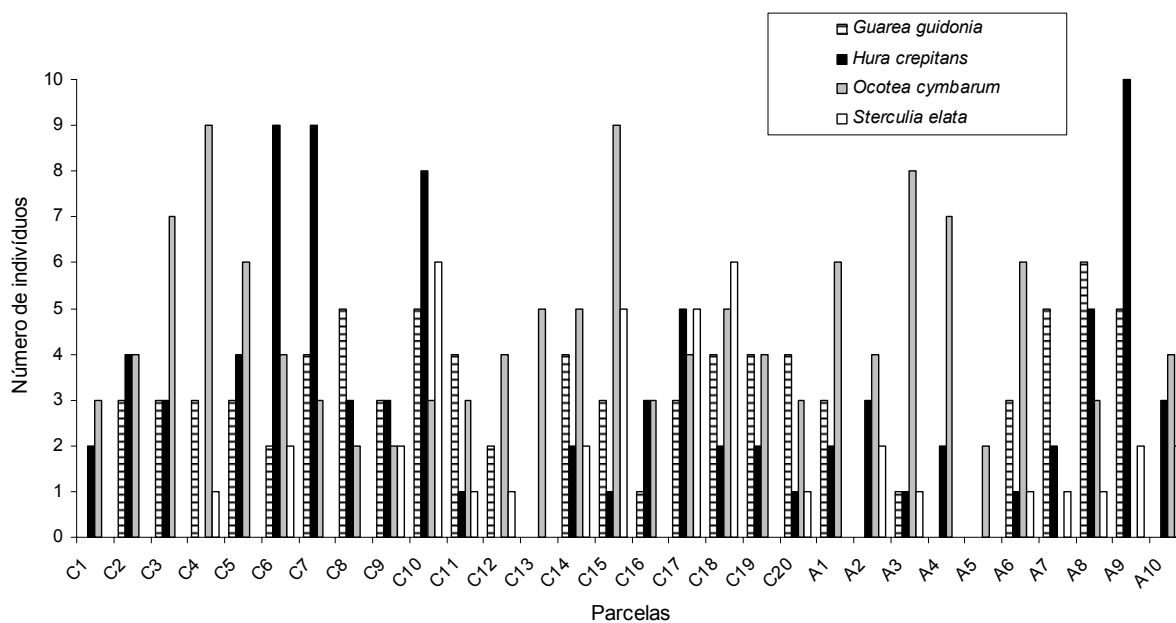
**Figura 5** - Distribuição dos indivíduos de quatro espécies arbóreas nas parcelas investigadas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (Parcelas C1 a C20= contínuas; Parcelas A1 a A10= aleatórias).



**Figura 6** - Distribuição diamétrica dos indivíduos amostrados (n=344) em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.



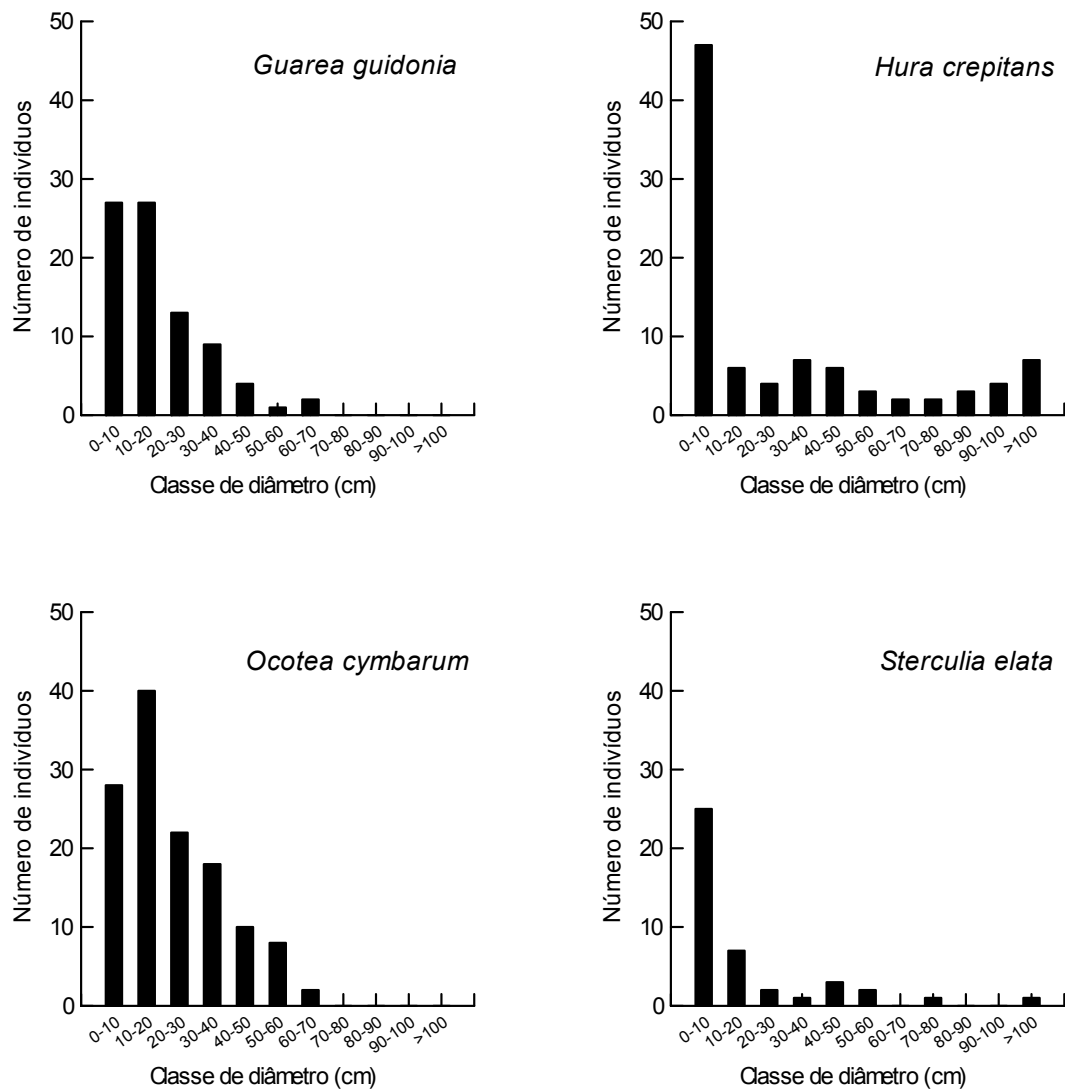
**Figura 7** - Distribuição da altura dos indivíduos amostrados (n=344) em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.



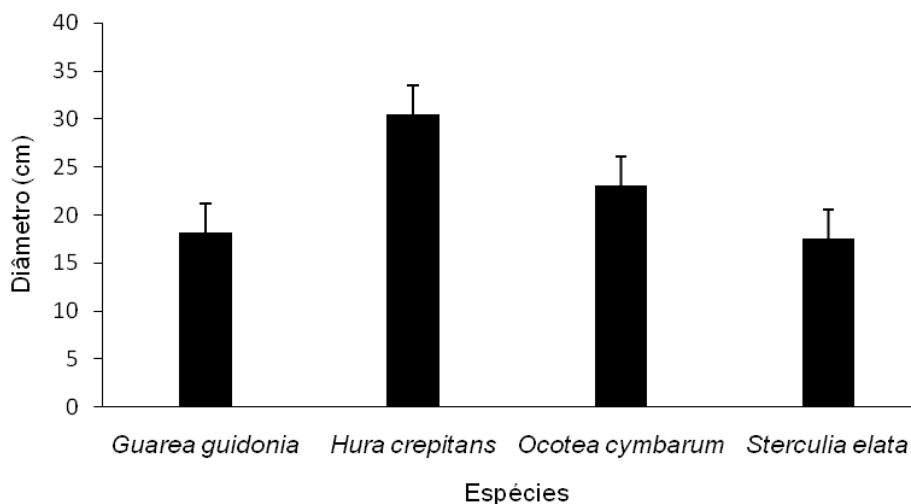
**Figura 8** - Distribuição dos indivíduos de quatro espécies arbóreas em parcelas amostradas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (Parcelas C1 a C20=contínuas; Parcelas A1 a A10 = aleatórias).

A distribuição diamétrica dos indivíduos de *Ocotea cymbarum*, *Guarea guidonia* e *Sterculia elata* mostrou ser uma típica curva em forma de J invertido. Na população de *Hura crepitans* a maioria (51%) dos indivíduos tinha diâmetro  $\leq 10$  cm. Somente nas populações de *Sterculia elata* e *Hura crepitans* foram amostrados indivíduos com diâmetros  $\geq 100$  cm (Figura 9). No entanto, os maiores diâmetros médios das populações foram de *Hura crepitans* e *Ocotea cymbarum* (Figura 10).



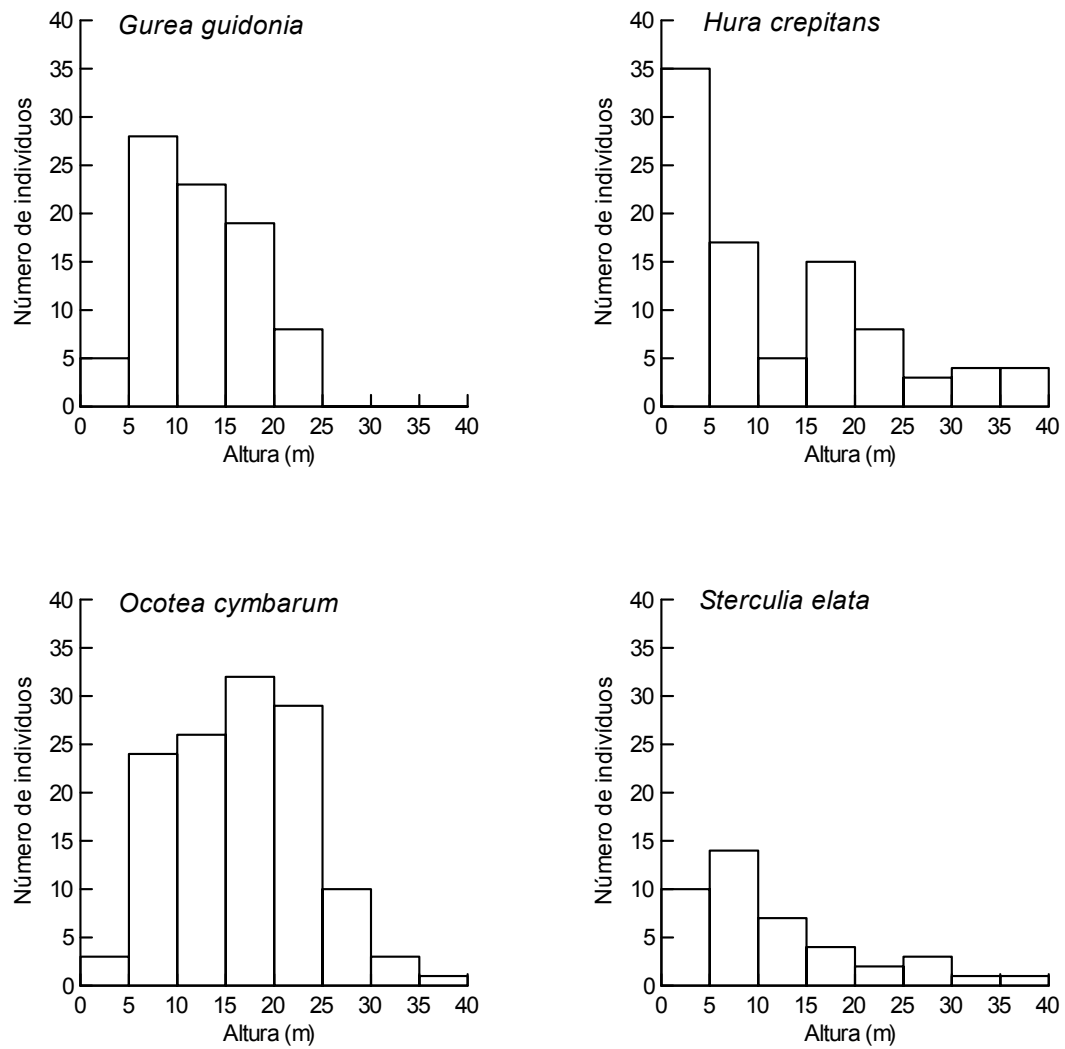


**Figura 9** - Distribuição diamétrica dos indivíduos das quatro espécies investigadas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.

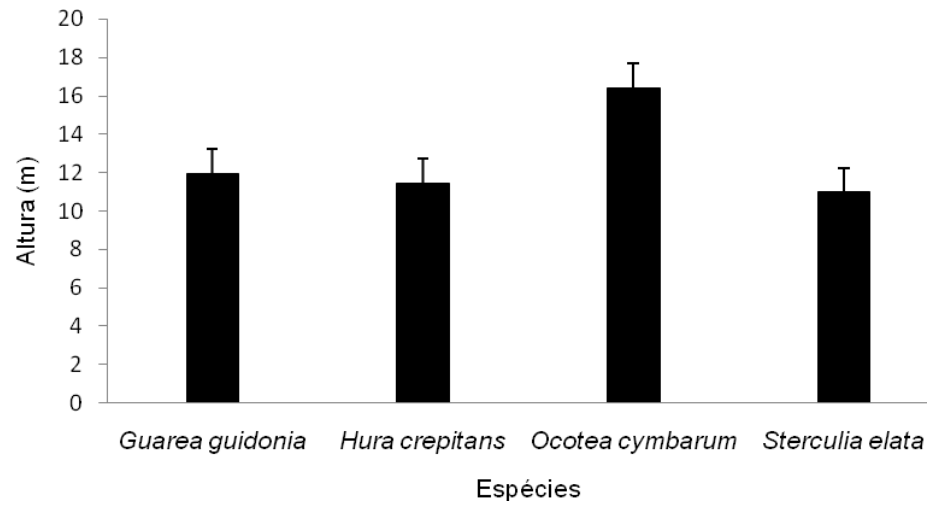


**Figura 10** – Diâmetro médio de quatro populações de espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.

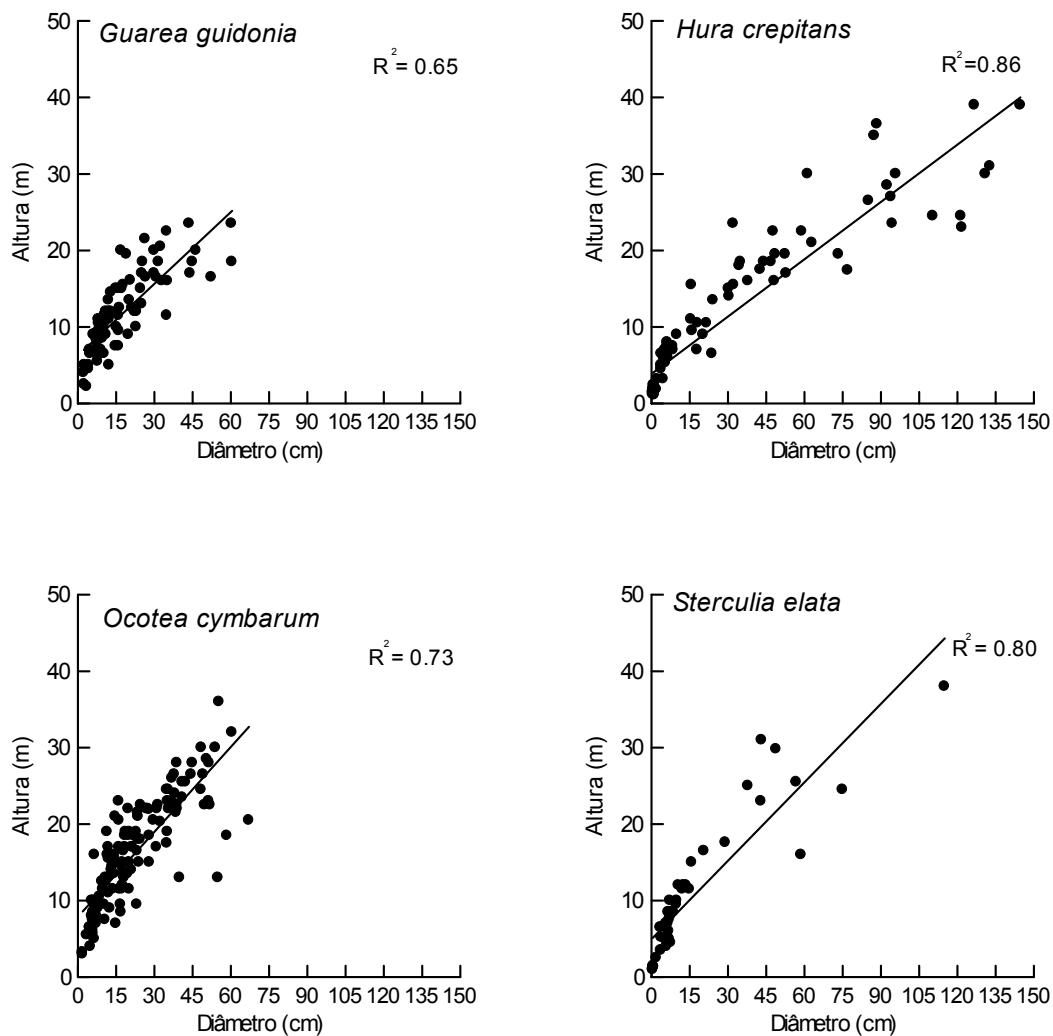
Em relação à distribuição da altura dos indivíduos entre as populações, *Hura crepitans*, *Ocotea cymbarum* e *Sterculia elata* apresentaram árvores com alturas superiores a 30 metros. A altura máxima atingida pelos indivíduos das populações de *Guarea guidonia*, *Ocotea cymbarum*, *Sterculia elata* e *Hura crepitans* foi de 23, 36, 38 e 39 metros (Figura 11). A altura média encontrada para os indivíduos das populações de *Hura crepitans*, *Sterculia elata*, *Guarea guidonia* e *Ocotea cymbarum* foi de 11,4; 10,9; 11,9 e 16,4 metros, respectivamente (Figura 12). O diâmetro basal e altura de todas as plantas amostradas estavam positivamente correlacionados ( $r=0,815$ ;  $p<0,0001$ ). A figura 13 mostra a relação entre diâmetro e altura dos indivíduos de cada população.



**Figura 11** - Distribuição da altura dos indivíduos das quatro espécies investigadas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.

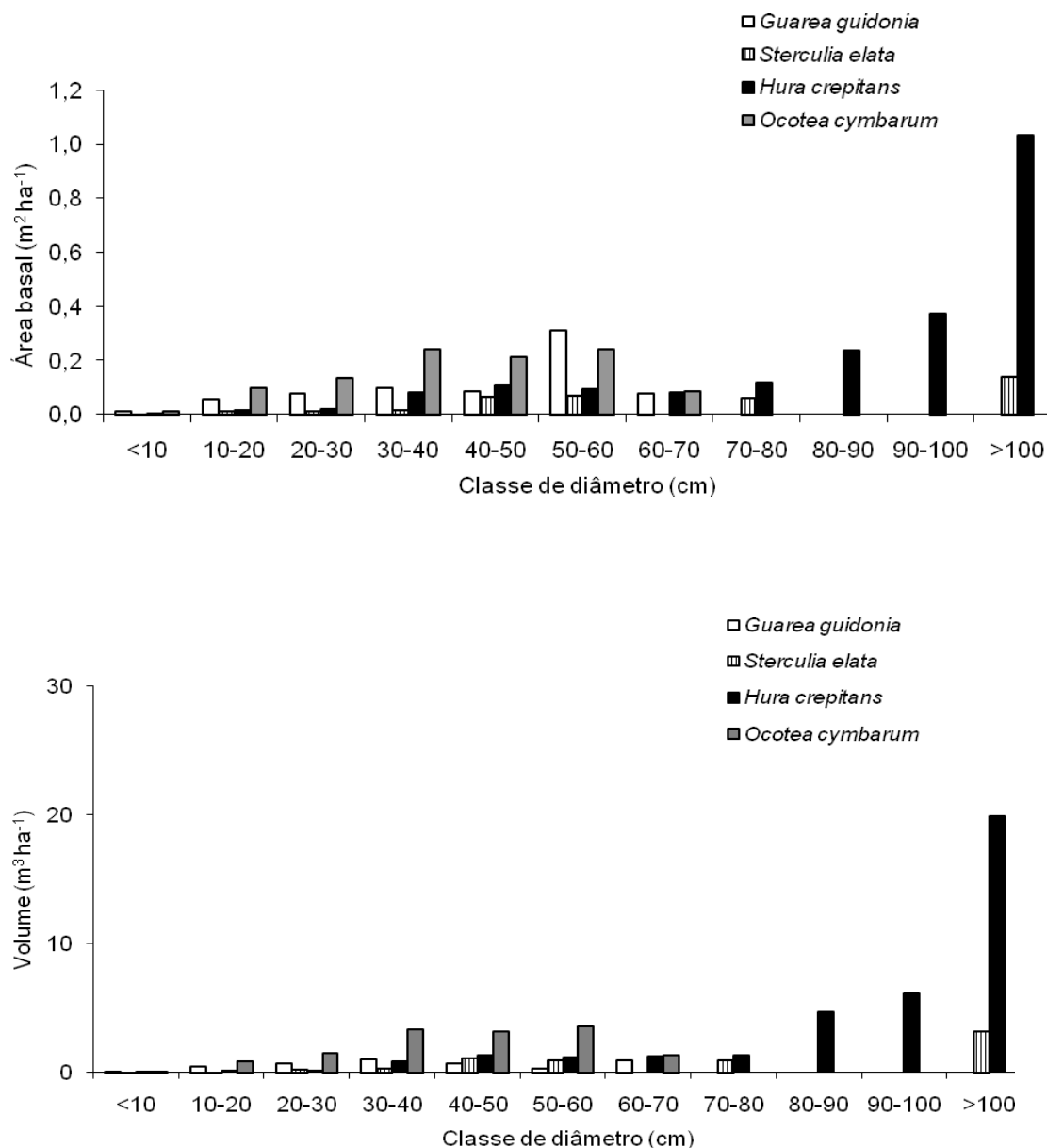


**Figura 12** – Altura média de quatro populações de espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.



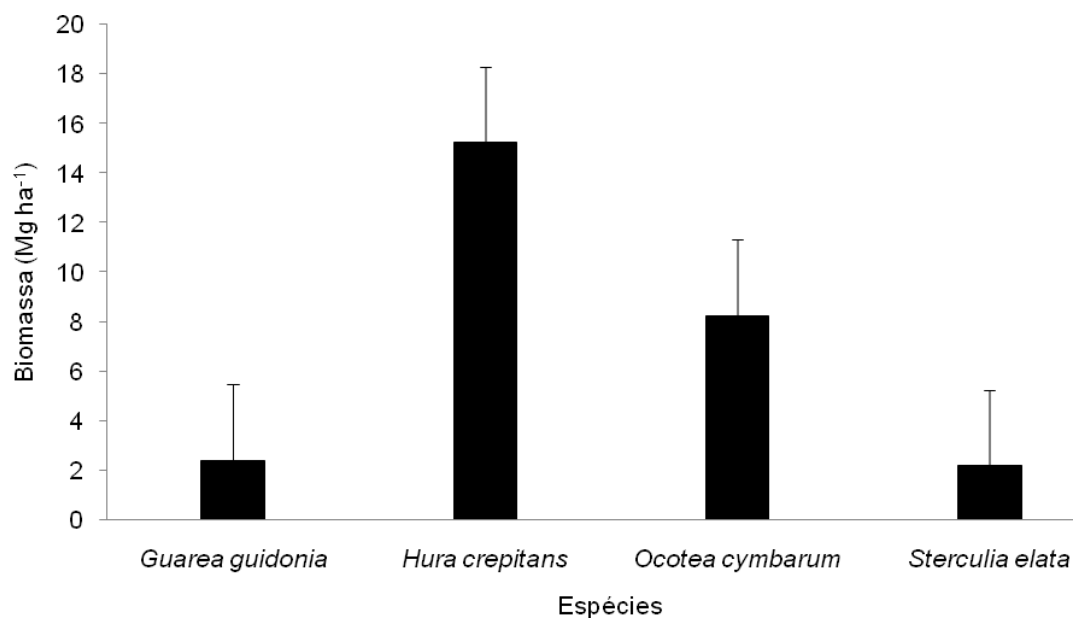
**Figura 13** - Relação entre a altura e o diâmetro das espécies *Guarea guidonia* (n=83), *Hura crepitans* (n=91), *Ocotea cymbarum* (n=128) e *Sterculia elata* (n=42) em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (—Linear).

Os maiores valores de áreas basais e volumes encontrados foram de indivíduos de *Hura crepitans* com diâmetros  $\geq 100$  cm (Figura 14). As áreas basais e os volumes encontrados para as populações de *Hura crepitans*, *Ocotea cymbarum*, *Guarea guidonia* e *Sterculia elata* foram de 2,17; 1,02; 0,43 e 0,38 ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ) e 39,1; 13,8; 4,4 e 6,4 ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ ), respectivamente.

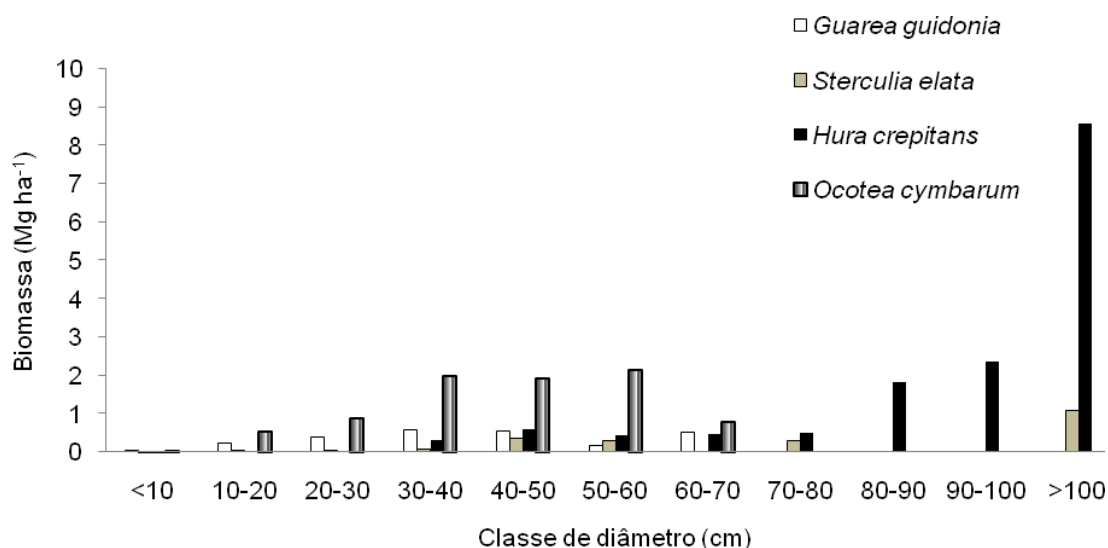


**Figura 14** - Distribuição da área basal e do volume em diferentes classes diamétricas de quatro espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.

A biomassa total estimada para as populações de *Hura crepitans*, *Guarea guidonia*, *Ocotea cymbarum* e *Sterculia elata* foi de 114,3 Mg, 17,8 Mg, 62,1 Mg e 16,4 Mg, respectivamente. A biomassa estimada por hectare foi de 15,2 Mg ha<sup>-1</sup> para *Hura crepitans*, 2,4 Mg ha<sup>-1</sup> para *Guarea guidonia*, 8,3 Mg ha<sup>-1</sup> para *Ocotea cymbarum* e 2,2 Mg ha<sup>-1</sup> para *Sterculia elata* (Figura 15). A maior estimativa de biomassa foi encontrada em indivíduos da população de *Hura crepitans* com diâmetros  $\geq 100$  cm (Figura 16).



**Figura 15** – Biomassa estimada para quatro populações de espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.



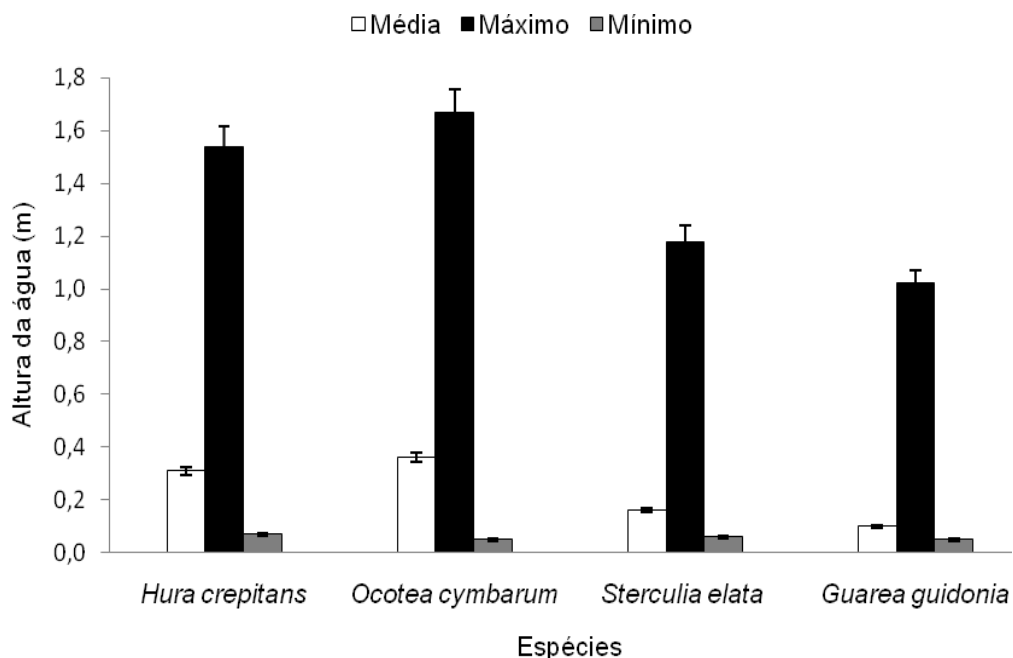
**Figura 16** - Distribuição da biomassa acima do solo em diferentes classes diamétricas de quatro espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá.

### 5.3 Inundação e distribuição das populações

As populações de *Guarea guidonia*, *Hura crepitans*, *Ocotea cymbarum* e *Sterculia elata* foram sujeitas a altura média da coluna da água (centro médio de distribuição espacial, MDC) de  $0,10 \pm 0,08$ ;  $0,31 \pm 0,23$ ;  $0,36 \pm 0,22$  e  $0,16 \pm 0,15$  metros. A duração média da inundação para essas espécies foi de  $10,9 \pm 7,4$ ;  $27,4 \pm 18,0$ ;  $31,5 \pm 17,0$  e  $15,9 \pm 13,3$  dias, respectivamente.

Nos períodos mais secos em que a inundação atingiu os menores níveis, as populações de *Guarea guidonia*, *Hura crepitans*, *Sterculia elata* e *Ocotea cymbarum* foram sujeitas a uma altura da coluna d'água de 0,07; 0,05; 0,06 e 0,05 metros com duração de 5, 8, 5 e 8,5 dias, respectivamente. No entanto, nos períodos de níveis mais altos de inundação, a duração e a altura máxima da coluna d'água atingida foram de 90 dias e 1,02 metros para a população de *Guarea guidonia*, 114 dias e 1,54 metros para a população de *Hura crepitans*, 98 dias e 1,18 metros para a população de *Sterculia elata* e 120 dias e 1,67 metros para a população de *Ocotea cymbarum* (Figura17).



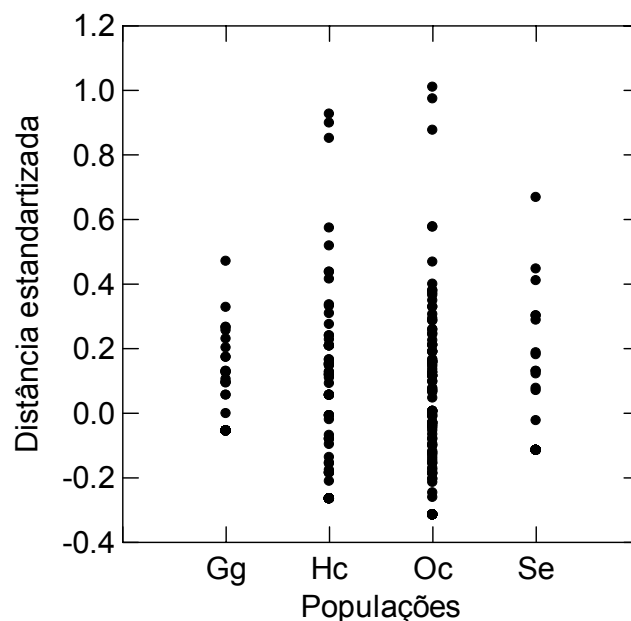


**Figura 17** – Níveis de inundação máximo, mínimo e média geral em que quatro populações de espécies arbóreas foram sujeitas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.

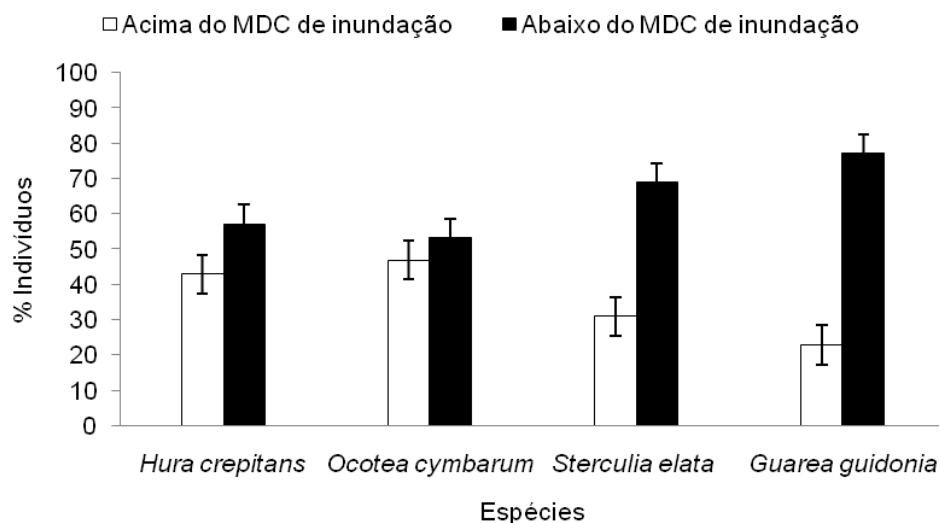
As populações de *Hura crepitans* e *Ocotea cymbarum* foram as espécies que apresentaram uma maior amplitude de variação em relação aos níveis de inundação. A amplitude de distribuição espacial dos indivíduos em relação à média de inundação em que as populações estavam sujeitas variou de -0,26 a 0,93 metros em *Hura crepitans*, -0,31 a 1,0 metros em *Ocotea cymbarum*, -0,05 a 0,47 metros em *Guarea guidonia* e -0,11 a 0,67 metros em *Sterculia elata* (Figura 18).

A maioria dos indivíduos das populações de *Ocotea cymbarum* (53,9%), *Hura crepitans* (57,1%), *Guarea guidonia* (77,1%) e *Sterculia elata* (69%) estava localizada a uma altura da coluna d'água mais baixa do que a média geral encontrada para cada população (Figura 19).

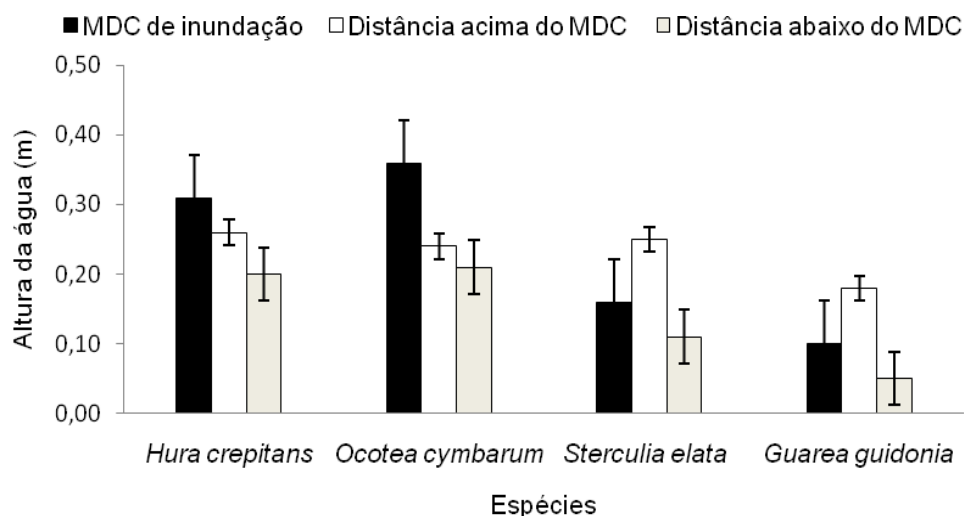
Os valores médios de inundação do total de indivíduos que se distribuíram acima do MDC de inundação para as populações de *Ocotea cymbarum*, *Hura crepitans*, *Guarea guidonia* e *Sterculia elata* foram 0,24; 0,26; 0,18 e 0,25 metros, enquanto que para os que se distribuíram abaixo do MDC, os valores encontrados foram 0,21; 0,20; 0,05 e 0,11 metros, respectivamente (Figura 20).



**Figura 18** – Amplitude de distribuição espacial dos indivíduos de quatro espécies arbóreas entorno da média de inundação (m) de cada população (Gg=*Guarea guidonia*; Hc=*Hura crepitans*; Oc=*Ocotea cymbarum*; Se=*Sterculia elata*). Zero= média da inundação.



**Figura 19** – Proporção de indivíduos de quatro espécies arbóreas que se localizaram em níveis acima e abaixo da média geral de inundação de cada população (MDC= Centro de distribuição espacial médio). Valores médios com erro padrão.



**Figura 20** - Distribuição dos valores médios de inundação dos indivíduos de quatro populações arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (MDC= Centro de distribuição espacial médio). Valores médios com erro padrão.

Foi observada uma fraca correlação, porém significativa, entre a distribuição diamétrica de todos os indivíduos das quatro populações com os níveis de inundação ( $r=0,18$ ,  $p<0,0001$ ) e entre a altura dos indivíduos com a altura da coluna de água ( $r=0,22$ ,  $p<0,0001$ ). Em geral, a coluna da água entre os indivíduos jovens e adultos das quatro populações variou de 0,05 a 1,37 metros. Foi observada diferença significativa dos níveis de inundação entre indivíduos jovens e adultos, estando os adultos localizados a uma altura média de inundação de 0,29 metros e os jovens a 0,19 metros ( $F_{[1, 342]}=10,48$ ;  $p<0,001$ ).

Na população de *Hura crepitans* os indivíduos jovens ( $n=47$ ) foram sujeitos a uma inundação média de  $0,25\pm0,21$  e os adultos ( $n=44$ ) de  $0,37\pm0,33$  metros (Figura 21). Foi observada diferença estatística significativa dos níveis de inundação entre indivíduos jovens e adultos dessa população ( $F_{[1,89]}=4,022$ ;  $p=0,048$ ).

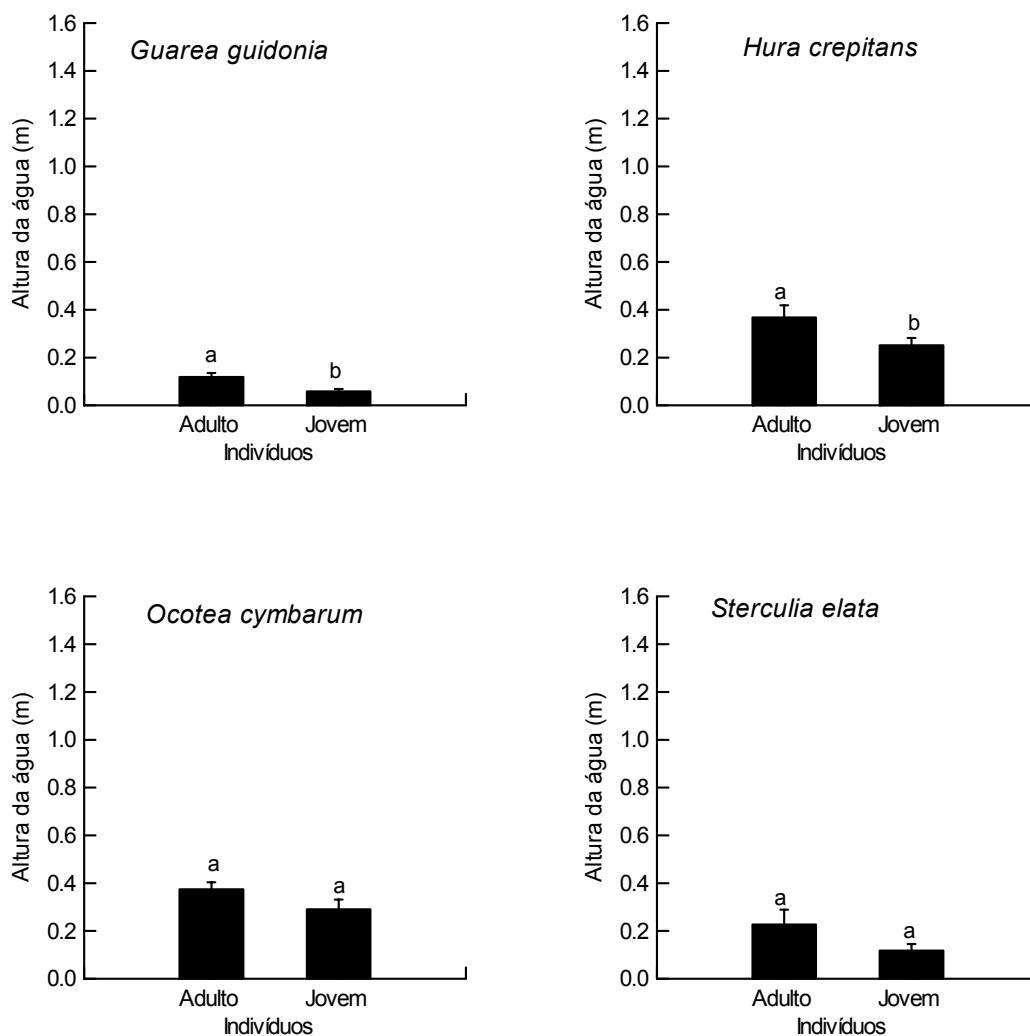
Os indivíduos jovens ( $n=27$ ) e adultos ( $n=56$ ) da população de *Guarea guidonia* foram sujeitos a uma coluna d'água média de  $0,06\pm0,05$  e de  $0,11\pm0,12$  metros, respectivamente (Figura 21). Houve diferença estatística dos níveis de inundação recebidos entre os indivíduos jovens e adultos ( $F_{[1,81]}=5,7$ ;  $p=0,019$ ).

A população de *Ocotea cymbarum* a coluna d'água atingiu uma média de  $0,37\pm0,29$  metros para os indivíduos adultos ( $n=100$ ) e de  $0,29\pm0,21$  metros para os

indivíduos jovens (n=28) (Figura 21). Nesta população não foi observada diferença estatística significativa entre os níveis de inundação em que jovens e adultos estavam sujeitos ( $F_{[1,126]}=2,01$ ;  $p=0,159$ ).

A coluna d'água atingiu uma média de  $0,23\pm 0,25$  para indivíduos adultos (n=17) e de  $0,12\pm 0,14$  metros para os indivíduos jovens (n=26) da população de *Sterculia elata* (Figura 21). Não foi observada diferença estatística significativa dos níveis de inundação entre os indivíduos jovens e adultos da população de *Sterculia elata* ( $F_{[1,40]}=3,33$ ;  $p=0,075$ ).

Não houve diferença estatística significativa da altura da coluna d'água sobre o diâmetro dos indivíduos arbóreos jovens nas quatro espécies investigadas ( $F_{[1,123]}=0,022$ ;  $p=0,88$ ). Exceto a espécie *Sterculia elata* que apresentou correlação positiva e estatisticamente significativa entre a altura da coluna d'água e o diâmetro das plantas jovens ( $r=0,56$ ;  $p=0,003$ ).

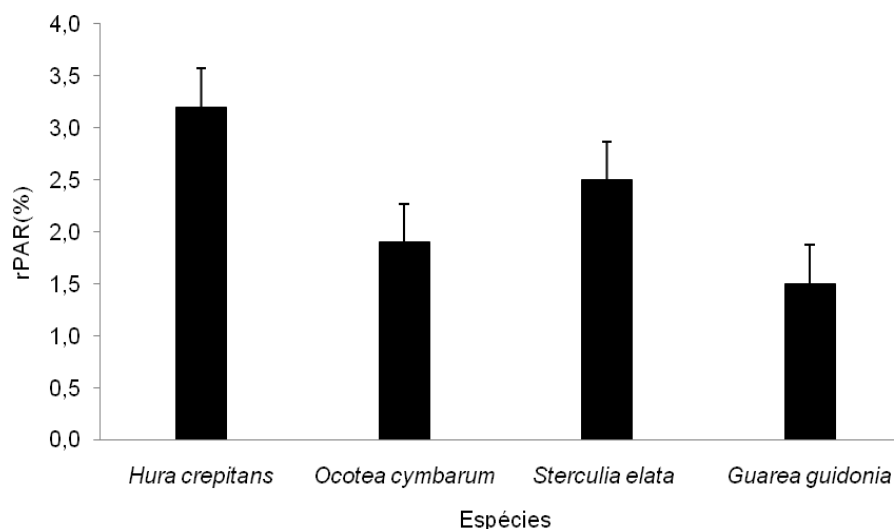


**Figura 21** – Relação entre a altura de inundação e as categorias de tamanho dos indivíduos de quatro espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão. Letras distintas, nas categorias de tamanho dos indivíduos de cada população, indicam diferença significativa ( $\alpha < 0,05$ ) dos níveis de inundação.

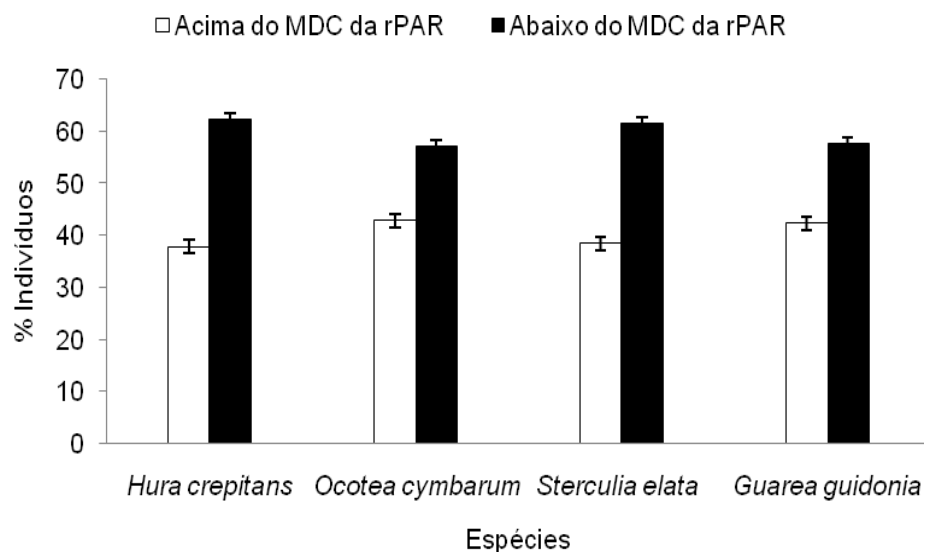
## 5.4 A Radiação fotossinteticamente ativa e as populações

Foram realizadas medidas do rPAR (%) em um total de 125 indivíduos das quatro espécies analisadas. O número total de indivíduos das espécies *Guarea guidonia*, *Sterculia elata*, *Ocotea cymbarum* e *Hura crepitans* foi de 26, 26, 28 e 45, respectivamente. Os níveis de radiação fotossinteticamente ativa incidente sobre as espécies variaram entre 0,4 a 16,1%.

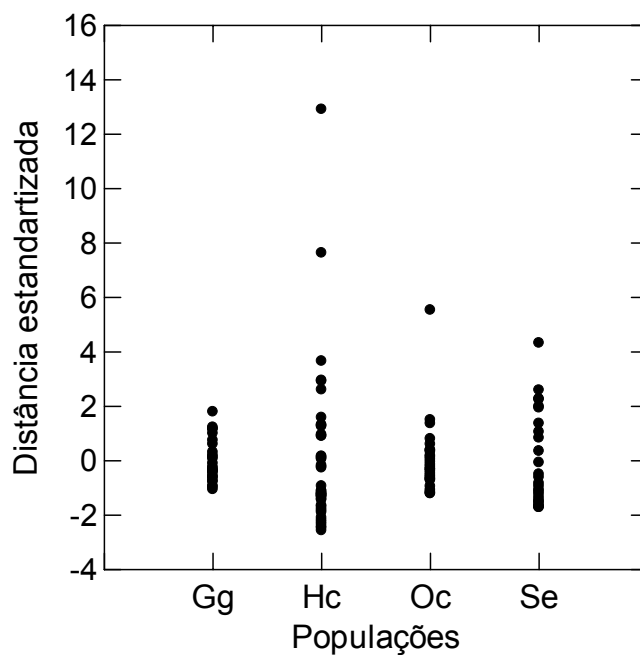
Os níveis médios de rPAR (%) das populações foram:  $3,2 \pm 1,8$  para *Hura crepitans*;  $2,5 \pm 1,4$  para *Sterculia elata*;  $1,9 \pm 0,7$  para *Ocotea cymbarum* e  $1,5 \pm 0,6$  para *Guarea guidonia* (Figura 22). A maioria dos indivíduos de *Guarea guidonia* (57,6%), *Ocotea cymbarum* (57,1%), *Sterculia elata* (61,5%) e *Hura crepitans* (62,2%) foram submetidos a níveis de rPAR (%) menores do que a média geral calculada para cada população (Figura 23). A amplitude de distribuição espacial dos indivíduos das populações em relação à média de rPAR (%) variou de -2,6 a 13,9 em *Hura crepitans*, -1,2 a 5,5 em *Ocotea cymbarum*, -1,0 a 1,8 em *Guarea guidonia* e -1,7 a 4,3 em *Sterculia elata* (Figura 24). Foi observada uma fraca correlação negativa, porém significativa, entre a radiação fotossinteticamente ativa e os diâmetros dos indivíduos jovens das quatro populações investigadas ( $r = -0,43$ ;  $p < 0,05$ ; Figura 25).



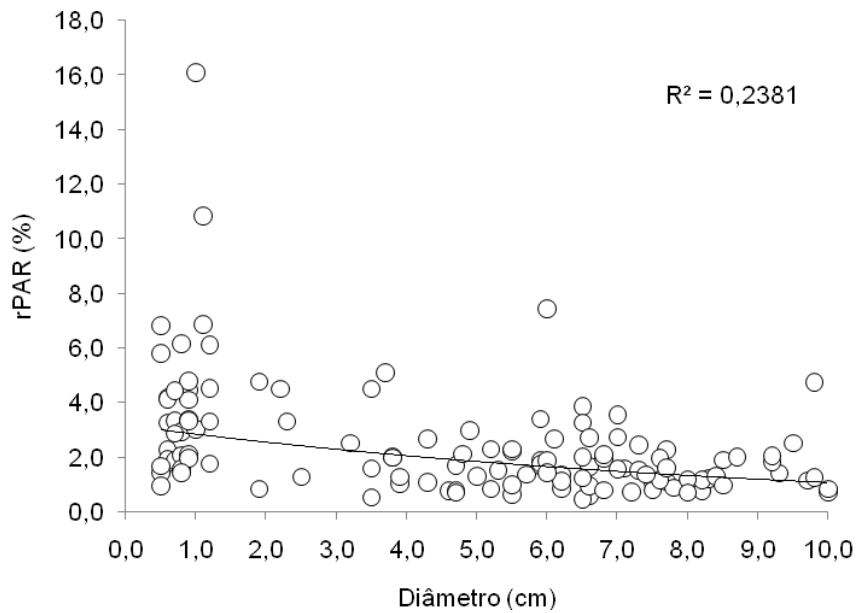
**Figura 22** - Níveis de radiação fotossinteticamente ativa (rPAR%) para quatro populações de espécies arbóreas em uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá. Valores médios com erro padrão.



**Figura 23** - Proporção de indivíduos de quatro espécies arbóreas nos níveis acima e abaixo da média geral de radiação (rPAR%) para cada população (MDC= Centro de distribuição espacial médio). Valores médios com erro padrão.



**Figura 24** – Amplitude de distribuição espacial dos indivíduos de quatro espécies arbóreas entorno da média de rPAR(%) de cada população (Gg=*Guarea guidonia*; Hc=*Hura crepitans*; Oc=*Ocotea cymbarum*; Se=*Sterculia elata*). Zero=média da radiação.



**Figura 25** – Relação entre a rPAR (%) e os diâmetros dos indivíduos jovens de quatro espécies arbóreas de uma floresta de várzea alta na RDS Mamirauá (n=125;  $p < 0,05$ ).



## 6 DISCUSSÃO

### 6.1 A distribuição das espécies

Baseado na hipótese de Kubitzki (1989), que supõe que as espécies das florestas de várzea são ecótipos provenientes de ambientes de terra firme, Wittmann e Junk (2003) postularam que as espécies de florestas de várzea alta desenvolveram menos adaptações à inundação do que aquelas de florestas de várzea baixa. Entretanto, mesmo dentro de uma floresta clímax como a floresta de várzea alta, as estratégias de colonização das espécies de diferentes grupos ecológicos que incluem as espécies pioneiras ou oportunistas (espécies generalistas ou r-estrategistas), àquelas de crescimento rápido, demandantes de luz, e as espécies clímax (espécies especialistas ou k-estrategistas), que habitam ambientes sombreados e apresentam crescimento lento, reflete nas demandas de cada espécie com conseqüente diferenciação nos requerimentos ecológicos (Pianka, 1970). As espécies generalistas possuem uma maior tolerância às variações ambientais, ocupam uma maior variedade de habitats e produzem grandes populações, portanto, apresentam nichos ecológicos mais amplos; enquanto que as especialistas apresentam nichos mais estreitos, requerem uma menor quantidade de habitats e são menos abundantes (Pianka, 1994).

O MDC de inundação das espécies investigadas mostra que estas ocorrem em áreas sujeitas a diferentes amplitudes de inundação e que apresentam pequenas variações na topografia local. Essas variações microtopográficas podem estar exercendo um efeito significativo sobre o estabelecimento das espécies nesse tipo de floresta, já que influenciam diretamente na germinação e na sobrevivência de plântulas (Cattanio *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 1994).

As maiores variações na amplitude de inundação encontradas em *Ocotea cymbarum* e em *Hura crepitans* indicam que as mesmas apresentam amplitudes ecológicas de inundação maiores do que *Sterculia elata* e *Guarea guidonia*. A distribuição dessas espécies em diferentes cotas de inundação, pressupõe que a classificação em várzea alta e baixa definida por Wittmann *et al.* (2002) pode ser considerada generalizada neste contexto, visto que até dentro dos ambientes de várzea alta pode ocorrer uma zonação de espécies em pequenas e micro-escalas.

Na população de *Ocotea cymbarum* a distribuição de indivíduos jovens e adultos em ambientes cujas cotas de inundação são semelhantes, indica que essa espécie apresenta uma ampla distribuição em áreas sujeitas a diferentes regimes de inundação. Em razão disso, *Ocotea cymbarum* pode ser considerada uma espécie altamente adaptada à inundação periódica. A distribuição da população de *Guarea guidonia* em áreas sujeitas a uma menor altura e tempo de inundação sugere que a espécie, dentre as quatro investigadas, tanto responde mais sensivelmente à inundação quanto possui um nicho ecológico mais estreito. A distribuição da população de *Sterculia elata* indica que a espécie se adapta melhor em áreas com cotas moderadas de inundação anual; enquanto na população de *Hura crepitans*, a segregação de juvenis e adultos nas diferentes cotas de inundação, indica que os indivíduos jovens estão distribuídos em porções topograficamente mais altas e os adultos em áreas topograficamente mais baixas. Aparentemente, *Hura crepitans* apresenta problemas de regeneração na mesma cota em que os indivíduos adultos se encontram. Por outro lado, a ausência de adultos na área onde a regeneração está ocorrendo, é um indício de que a espécie não está se regenerando na cota de inundação ideal.

A longevidade e a oportunidade de regeneração dessas espécies em diferentes e longos períodos de tempo podem ter sido favorecidas por anos consecutivos de seca ligados ao fenômeno climático El Niño (Schöngart *et al.*, 2004, 2005, 2007). A sazonalidade anual de áreas alagáveis da Amazônia Central é diretamente influenciada por eventos climáticos e o prognóstico desses eventos pode prever parâmetros relacionados com o pulso de inundação (Schöngart e Junk, 2007), como a severidade da seca ou da cheia e crescimento de plantas (Schöngart *et al.*, 2005). Durante os anos de El Niño geralmente ocorre a diminuição dos níveis máximos de inundação, com conseqüente extensão da fase terrestre ou do período de vegetação, o que favorece o crescimento das plantas, enquanto durante os anos de La Niña, há um aumento da influência da inundação, com conseqüente 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). Ambos os eventos causam um efeito significativo sobre a precipitação na Amazônia Central. O El Niño causa uma menor precipitação na área de captação e uma menor descarga do Rio Amazonas. Na área de estudo, a ocorrência de anos sem inundação e com conseqüente período de vegetação, pode estar diretamente

associada aos efeitos desses eventos climáticos, resultando em diferentes respostas dos padrões regenerativos e de estabelecimento das espécies investigadas nesse estudo.

A maior frequência de *Ocotea cymbarum* na floresta investigada se deve, provavelmente, tanto às adaptações ao regime periódico de inundação e às condições edáficas quanto pela síndrome de dispersão policórica dessa espécie, que combina três tipos de dispersão: a zoocoria (dispersão por animais), a barocoria (pela gravidade que ocasiona a queda dos frutos) e a hidrocoria (dispersão pela água) (Conserva, 2006); enquanto a maior dominância de *Hura crepitans* seria resultado dos maiores diâmetros basais dos indivíduos dessa espécie e não dos processos dispersivos dessa espécie.

Em áreas alagáveis, as plantas combinam diferentes tipos de dispersão, sendo a hidrocoria e a ictiocoria (dispersão por peixes), as síndromes mais importantes e que favorecem a dispersão a longas distâncias (Kubtzki, 1989; Kubitzki e Ziburski, 1994). Entretanto, todos os estudos realizados sobre síndromes de dispersão em florestas de várzea foram conduzidos em espécies da várzea baixa, portanto, não há informações disponíveis sobre esses processos para espécies da várzea alta (Wittmann, *com. pess.*). Damasceno-Júnior *et al.* (2005) enfatizam que, em ambientes inundados, os diásporos dispersos pela água em diferentes tempos de inundação, determinam a localização topográfica de sementes, plântulas e árvores. Nesse contexto, a maioria dos indivíduos das populações de *Ocotea cymbarum* e *Hura crepitans* na área pode ter se originado de sementes migrantes de árvores localizadas em porções rio acima.

A ecologia de dispersão de sementes associada às características edáficas e a disponibilidade de luz também pode influenciar na distribuição de espécies em áreas inundadas (Damasceno-Júnior *et al.*, 2005). No entanto, os padrões de distribuição e da zonação de espécies arbóreas em florestas alagáveis são principalmente determinados pela altura e duração da inundação, como já evidenciado por diversos autores (e.g. Junk *et al.*, 1989; Wittmann e Junk, 2003).

As diferenças encontradas nos níveis de radiação fotossinteticamente ativa incidente em indivíduos com diâmetros menores que 10 cm das quatro populações são relativamente pequenas e resultam das características funcionais de cada espécie. Os efeitos temporais e espaciais sobre crescimento de plantas resultam da combinação das diferenças da composição de grupos funcionais de espécies e dos

gradientes ambientais (Budowski, 1965; Kariuki *et al.*, 2006; Lieberman e Lieberman 1987; Swaine e Whitmore, 1998). Dessa forma, os maiores valores de radiação fotossinteticamente ativa medidos em *Hura crepitans* e *Sterculia elata* demonstram que ambas as espécies toleram níveis moderados de luz quando comparadas com as populações de *Ocotea cymbarum* e *Guarea guidonia*, pois os valores encontrados não refletem valores de áreas abertas ou de clareiras, cuja incidência de luz pode chegar a 100%. Os níveis de rPAR incidentes nas populações de *Ocotea cymbarum* e *Guarea guidonia* indicam que essas espécies regeneram em ambientes onde a intensidade de luz é baixa, indício para espécies tolerantes ao sombreamento. Os diferentes requerimentos por luz pelas quatro espécies sugere que estas podem também possuir diferentes nichos, apesar da pouca variação e dos baixos valores de rPAR encontrados na área de estudo. Entretanto, vale ressaltar que a categorização de indivíduos jovens entre 1,0 e 10 cm de diâmetro pode ser um tanto grosseira e limitada para refletir diretamente a taxa de regeneração dessas espécies. É possível que estas espécies apresentem diferentes e melhores taxas de regeneração na área em questão ao se incluir indivíduos menores que 1,0 metro de altura, não amostrados neste estudo.

Nos estágios de sucessão tardios em florestas alagáveis ocorre um aumento da complexidade arquitetural da floresta, fazendo com que a incidência de radiação solar no chão da floresta decresça gradativamente com a sucessão florestal (Wittmann *et al.*, 2002; Oliveira-Wittmann *et al.* 2007b). Entretanto, as pequenas variações nas condições de luz no subdossel da floresta favorecem a diferenciação de nichos para as diferentes espécies e contribui para a manutenção da alta diversidade de espécies vegetais em florestas tardias ou de clímax (Emmons e Dubois, 2003; Svenning, 2000).

O processo de maturação de florestas alagáveis não acarreta um grande aumento da área foliar nem da captura por luz, mas as árvores dessas áreas conseguem utilizar muito eficientemente a luz, às vezes, requerendo muito pouco (Emmons e Dubois, 2003). Contudo, o requerimento por luz, durante o processo de regeneração florestal é variável para cada espécie (Gomez-Pompa e Burley, 1990), que interage e compete entre si e com as outras pelos recursos disponíveis. O sucesso dessas plantas dependerá das estratégias adaptativas desenvolvidas, que envolvem, por exemplo, processos de dispersão, germinação e estabelecimento, a taxa de crescimento, a interação com outros organismos e os fatores ambientais,

como a arquitetura do dossel da floresta que facilite sua competição por luz e os nutrientes disponíveis no local.

## 6.2 Estrutura das populações

A distribuição em J invertido nas diferentes classes diamétricas de todos os indivíduos das quatro espécies investigadas reflete o padrão de distribuição encontrado tanto em florestas inundáveis de várzea (e.g. Campbell *et al.*, 1986; Klinge *et al.*, 1995; Haugaasen e Peres, 2006; Inuma, 2006; Schöngart *et al.*, 2000) quanto em florestas de terra firme da Amazônia, onde a densidade de indivíduos geralmente diminui nas classes diamétricas maiores (Amaral, 1996; Amaral *et al.*, 2000; Oliveira e Amaral, 2004; Oliveira e Mori, 1999).

A distribuição dos diâmetros em diferentes classes diamétricas pode retratar claramente os acontecimentos pelo qual passou uma determinada floresta, o que se pode presumir que perturbações como fitopatologias, herbivoria, não estabelecimento de plântulas e baixa taxa de germinação ocorreram em uma área (Silva Júnior e Silva, 1988). Assim, a relação encontrada na distribuição dos indivíduos nas diferentes classes de diâmetro das populações de *Guarea guidonia* e *Ocotea cymbarum*, onde indivíduos de pequenos diâmetros foram mais abundantes do que indivíduos de grandes diâmetros, demonstra que essas duas espécies estão constantemente tanto se regenerando quanto se estabelecendo na área. Apesar disso, o menor número de indivíduos na classe inferior a 10 cm em relação à classe de 10-20cm na espécie *Ocotea cymbarum* mostra que essa espécie em algum momento recente de sua história de estabelecimento apresentou problemas em se regenerar na área estudada (Figura 9). Na distribuição de *Guarea guidonia*, a mesma proporção de indivíduos na classe inferior a 10cm e na classe de 10-20cm, não demonstra claramente a dificuldade em se regenerar, entretanto, o declínio do número de indivíduos na classe diamétrica de 50-60cm também mostra que sua população apresentou problemas com o estabelecimento de indivíduos nessa classe de diâmetro em alguma fase de seu desenvolvimento (Figura 9).

A regeneração e o estabelecimento dessas espécies nas florestas de várzea alta em questão pode ter sido inibida, em diferentes períodos de suas história de vida, tanto pelas inundações periódicas da área (Oliveira-Wittmann *et al.*, 2007b)

quanto pela influência de processos denso-dependentes de populações, como endemias naturais nos primeiros estágios de desenvolvimento e predação de sementes (Condit *et al.*, 2000; Fonseca *et al.*, 2004). Em florestas alagáveis, tanto a densidade quanto a mortalidade de plântulas em estágios tardios de sucessão é relativamente baixa, o que se deve ao menor impacto da inundação que proporciona um aumento da riqueza de espécies e uma mais baixa taxa reprodutiva, porém muito eficiente (Oliveira-Wittmann *et al.*, 2007b).

Nas populações de *Hura crepitans* e *Sterculia elata*, a maior proporção de indivíduos encontrados com diâmetros menores que 10 cm indica que essas populações mantém uma alta taxa de regeneração na área. Entretanto, para ambas as populações, as diferenças encontradas no número de indivíduos entre as classes diamétricas maiores que 10 cm evidenciam tanto períodos favoráveis quanto não favoráveis para o estabelecimento dos indivíduos arbóreos. Durante períodos mais secos e com baixa influência da inundação ocasionadas por eventos como o El Niño (Schöngart *et al.*, 2004), a germinação das sementes e o estabelecimento de plântulas dessas espécies pode ter sido favorecida.

O estabelecimento e o padrão de crescimento de plantas em florestas tropicais são diretamente influenciados pelas características edáficas e topográficas de uma área (Clark e Clark, 2000), além das estratégias de colonização e de regeneração das espécies. Clark e Clark (1992) diferenciaram quatro tipos de padrão de regeneração em plantas tropicais: primeiro, de plantas de sombra que não necessitam de clareiras para regenerar; segundo, de plantas que se estabelecem em áreas sombreadas, mas que no decorrer de seu desenvolvimento e ampliação de suas copas requerem luz parcial; terceiro, de plantas que são fortemente associadas à clareiras, mas sobrevivem bem como plantas do sub-dossel altamente sombreado, e; quarto, de plantas que estão associadas com clareiras e/ou copas altamente iluminadas durante os estágios juvenis. Esses padrões de regeneração associados às características locais podem exercer efeito significativo sobre a taxa de incremento em diâmetro e de crescimento de plantas de uma determinada área como, por exemplo, das espécies investigadas nesse estudo.

Os diferentes mecanismos de tolerância a períodos de seca e de submersão combinados com as adaptações desenvolvidas pelas plantas, que levam a diferentes estratégias de estabelecimento e de crescimento, resultam em uma distribuição de espécies ao longo do gradiente de inundação, sendo que essa

zonação está diretamente relacionada a uma menor tolerância aos períodos de submersão das plântulas do que dos indivíduos adultos (Parolin *et al.*, 2004).

Apesar das plantas das florestas da várzea baixa serem mais tolerantes à inundação e possuírem uma maior quantidade de adaptações à inundação periódica do que àquelas das florestas de várzea alta (Wittmann *et al.*, 2002), a inundação pode ser considerada, ainda assim, um fator limitante para as populações de plantas da várzea alta como as espécies investigadas; já que mesmo localizadas em áreas que sofrem uma menor influência da inundação estas podem, ainda, não ter desenvolvido mecanismos de adaptação tão efetivos quanto as que ocupam a várzea baixa.

A correlação positiva encontrada entre os diâmetros e alturas nas quatro populações analisadas indica que as espécies que alcançam grandes diâmetros também podem atingir as maiores alturas. Segundo Nebel e Meylbi (2005), a relação encontrada entre o diâmetro e a altura da espécie *Hura crepitans* em uma floresta de várzea alta na Amazônia Peruana, mostrou que esta cresce atingindo grandes diâmetros, o que condiz com os resultados obtidos neste estudo, já que do total de indivíduos amostrados com os maiores diâmetros basais pertenciam a essa população. Isso, de certa forma, veio a refletir nos maiores valores de volume, área basal e biomassa acima do solo encontrados em *Hura crepitans*.

De acordo com Weiner (2004), a alocação de recursos como a biomassa, reflete diretamente nas estratégias de vida de espécies vegetais, sendo fundamental para investigar as prioridades das plantas. Dessa forma, as diferenças encontradas na quantidade de biomassa das quatro espécies é resultado de suas diferentes estratégias de vida em decorrência da pressão seletiva do meio.

### **6.3 Implicações para o manejo florestal**

De acordo com a instrução normativa do IBAMA de 11 de dezembro de 2006, planos de manejo de baixa intensidade como os de áreas de várzea (DOU, 2006), o diâmetro mínimo de corte (MDL) de 50 cm com ciclo de corte de 25 anos e um máximo de retirada de 5 árvores por hectare, causa restrições ao manejo de muitas espécies pelo fato que muitas podem tanto atingir o diâmetro estabelecido dentro do ciclo de corte estipulado quanto não atingi-lo, ou ainda, crescer demasiadamente

subestimando o potencial de exploração da área. Em relação às quatro espécies investigadas neste estudo o programa de manejo da RDS Mamirauá necessita considerar os aspectos estruturais das populações exploradas e seus respectivos ciclos de corte, visto que algumas delas, como *Hura crepitans* e *Ocotea cymbarum* já são manejadas na área. A estrutura populacional das quatro espécies mostra que todas apresentam indivíduos que ultrapassam o MDL de 50 cm, entretanto, a densidade de indivíduos ultrapassando esse diâmetro é muito baixa na área investigada, sendo de 2,8; 1,3; 0,5 e 0,4 indivíduos  $ha^{-1}$  em *Hura crepitans*, *Ocotea cymbarum*, *Sterculia elata* e *Guarea guidonia*, respectivamente. Enquanto que, o volume de madeira estimado dos indivíduos com o MDL de 50 cm foi relativamente alto em *Hura crepitans* com  $36,4m^3 ha^{-1}$  e baixo para as outras espécies, sendo de  $1,2m^3 ha^{-1}$  em *Guarea guidonia* e  $4,8m^3 ha^{-1}$  em *Ocotea cymbarum* e *Sterculia elata*.

Apesar da maior densidade de indivíduos de grandes diâmetros e do maior volume de madeira encontrados em *Hura crepitans*, esta espécie, assim como *Sterculia elata*, apresenta uma baixa taxa de estabelecimento o qual deve ser considerado e tratado com cautela ao se propor planos de manejo para essas espécies. Considerando essa taxa de estabelecimento e o volume de madeira disponível, diante da exploração madeireira atualmente praticada na RDSM, há o risco de exaurir os estoques de madeira disponíveis em curtos intervalos de tempo, principalmente, porque a retirada de 5 indivíduos arbóreos com o MDL de corte na área em 25 anos, pode localmente extinguir essas populações.

Outro fator a ser considerado é que a retirada de cinco árvores de grandes diâmetros com o MDL definido cria clareiras que, conseqüentemente, modificam as condições físicas e bióticas do ambiente. Neste contexto, as condições ambientais modificadas podem interferir no estabelecimento das espécies, principalmente das tolerantes ao sombreamento. Estudos sobre a regeneração de espécies madeireiras em florestas de terra firme da Amazônia mostram que a resposta das espécies ao corte seletivo é dependente da intensidade do corte e de sua história de vida que abrange as estratégias de colonização dentro da floresta (Lima *et al.*, 2002). Apesar disso, os resultados apresentados indicam que essa premissa também pode ser aplicável para essas espécies da várzea, principalmente, em virtude da baixa densidade de indivíduos encontrada na área de estudo e pelas visíveis diferenças nos requerimentos por luz das espécies que refletem nitidamente os grupos funcionais a que pertencem.



*Hura crepitans* e *Sterculia elata* por apresentarem madeira de densidade relativamente baixa e taxas de crescimento anuais relativamente rápidos (Rosa, 2008) poderiam ser manejadas de modo a auxiliar no reflorestamento e na recuperação de áreas degradadas como capoeiras e roçados abandonados. Portanto, práticas de silvicultura, como produção de mudas para plantios em áreas degradadas ou a implantação de sistemas agroflorestais utilizando essas espécies são alternativas de manejo viáveis que podem favorecer tanto as populações humanas locais quanto a conservação da biodiversidade da região.

As populações de *Ocotea cymbarum* e *Guarea guidonia* por serem espécies tolerantes ao sombreamento, de madeira relativamente pesada e com baixa taxa de incremento anual (Schöngart, *com. pess.*) são pouco viáveis para plantios em áreas degradadas. No ambiente natural essas espécies devem ser exploradas com cautela, principalmente, porque podem requerer ciclos de corte mais longos do que 25 anos para garantir a sustentabilidade. A exploração intensificada de *Ocotea cymbarum* e *Guarea guidonia* poderia em um curto espaço de tempo exaurir o estoque de madeira dessas florestas sem haver tempo suficiente para a recuperação.

Ao considerar as diferenças tanto estruturais quanto nas estratégias de crescimento das espécies investigadas neste estudo, o diâmetro mínimo de corte de 50cm, o ciclo de corte de 25 anos e a retirada de 5 árvores por hectare, não são aplicáveis para essas populações, pois estas podem apresentar diferentes ciclos de cortes e diferentes diâmetros mínimos sustentáveis. Outro fator a ser considerado é a raridade das espécies como, por exemplo, *Guarea guidonia* e *Sterculia elata* cujas densidades com o MDL de 50cm são extremamente baixas. Para que os planos de manejo sejam sustentáveis, é necessário ter além do conhecimento sobre a estrutura e a distribuição espacial das populações, os modelos de crescimento para cada espécie. Esses modelos podem ser elaborados utilizando métodos dendrocronológicos por meio da análise dos anéis de crescimento da madeira, visto que, árvores de ambientes alagáveis apresentam uma redução da atividade metabólica que resulta da inundação periódica, causando a formação desses anéis (Fonseca-Júnior, 2007; Schöngart *et al.*, 2004; Worbes, 1985,1997).

Os planos de manejo devem, ainda, considerar produtos florestais não madeireiros proporcionados por essas espécies e que são mantidos pela integridade de suas populações. Em *Ocotea cymbarum*, por exemplo, se efetua a extração do

óleo de diversas partes da planta que é utilizado na indústria da perfumaria e de fitocosméticos; em *Hura crepitans* as sementes são utilizadas para a pesca; e em *Sterculia elata* as sementes são comestíveis. Apesar disso, não há informações sobre a intensidade de exploração e da prática comercial desses produtos na região.

As nítidas diferenças do regime anual de inundação dentro da floresta de várzea alta agem diretamente influenciando os mecanismos de colonização, adaptação e estrutura das populações de espécies vegetais nesses ambientes, além de contribuir para um zoneamento de espécies em pequena escala. É importante ressaltar, que as diferentes estratégias de vida e amplitudes ecológicas dessas espécies nos ambientes de várzea devem ser priorizadas ao se tratar de planos de manejo e de conservação, visto que, o uso e a exploração desses recursos de maneira sustentável somente tornam-se possíveis ao se considerar os processos dinâmicos e ecológicos dessas populações. A ausência de conhecimento juntamente a não utilização dessas informações tende a contribuir para a má utilização dos recursos e, ainda, ter impacto negativo sobre a estrutura das populações com conseqüente, extinção local das espécies.

Portanto, sugere-se para essas espécies uma redução da intensidade de extração e concomitantemente um aumento do ciclo de corte, além da ampliação de estudos sobre parâmetros de crescimento e o monitoramento das populações a médio e longo prazo visando, de fato, o uso sustentável dos recursos explorados.

## 7 CONCLUSÕES

As florestas de várzea alta por serem localizadas em regiões topograficamente altas estão sujeitas a uma baixa influência da dinâmica hidrogeomorfológica da várzea. Contudo, as variações micro-topográficas parecem afetar diretamente na distribuição das espécies arbóreas estudadas nessas áreas.

As características estruturais e a distribuição das espécies investigadas resultam da tolerância das espécies à inundação e à radiação. Assim, *Hura crepitans* tolera níveis moderados de luz e apresenta uma ampla distribuição nas diferentes cotas de inundação da várzea alta, sendo que os indivíduos jovens se concentram em áreas topograficamente mais elevadas do que os indivíduos adultos; *Ocotea cymbarum* apesar de se distribuir amplamente em diferentes cotas de inundação mostrou preferência por ambientes sujeitos a maiores amplitudes de inundação, mas em locais onde os níveis de radiação são baixos; *Sterculia elata* tolera níveis intermediários de inundação e de radiação moderada quando comparada com as outras três espécies; e *Guarea guidonia* mostrou preferência por ambientes menos inundados e com pequenas variações na amplitude de inundação anual e em áreas com níveis muito baixos de incidência de luz, sendo que dentre as quatro populações, pode ser considerada uma especialista de habitat em florestas de várzea alta, apresentando um nicho ecológico estreito.

Estudos sobre distribuição e estrutura populacional de espécies arbóreas e de potencial econômico são essenciais para subsidiar planos de uso sustentável, como os realizados na RDS Mamirauá, contribuindo assim, para a conservação de florestas alagáveis da Amazônia.

## 8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albernaz, A.L.K.M.; Ayres, J.M. 1999. Selective Logging along the Middle Solimões River. *In: Padoch, C., Ayres, J.M., Pinedo-Vasquez, M. and Henderson, A. (eds.): Várzea: diversity, development and conservation of Amazonia's whitewater floodplains.* The New York Botanical Garden Press, p.135-151.
- Amaral, I.L. 1996. Diversidade florística em floresta terra firme, na região do Rio Urucu - AM. Master's Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade do Amazonas, Manaus. 104pp.
- Amaral, I. L.; Matos, F.D.A.; Lima, J. 2000. Composição florística e estrutural de um hectare de floresta densa de terra firme no Rio Uatumã, Amazônia, Brasil. *Acta Amazonica*, 30:377-392.
- Ayres, J.M. 1993. As matas de várzea do Mamirauá. CNPQ - Sociedade Civil Mamirauá. Estudos de Mamirauá, Vol.I. Brasília, Distrito Federal. 123p.
- Balslev, H.; Lutteyn, J.; Yllgaard, B.; Holm-Nielsen, L. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica*, 92:37-57.
- Barros, A.C.; Uhl, C. 1995. Logging along the Amazon River and estuary: Patterns, problems and potential. *Forest Ecology and Management*, 77:87-105.
- Barros, A.C.; Uhl, C.1999. The economics and social significance of logging operations on the floodplains of the Amazon estuary and prospects for ecological sustainability. *In: Padoch, C., Ayres, J.M., Pinedo-Vasquez, M. and Henderson, A. (eds.): Várzea: diversity, development and conservation of Amazonia's whitewater floodplains.* The New York Botanical Garden Press, p.154-168.

- Bazzaz, F.A. 1990. Regeneration of tropical forests: physiological responses of Pioneer and secondary species. *In: A. Gomez-Pompa, T.C. Whitmore and M.Hadley (eds.): Rain forest regeneration and Management. Man and Biosphere Series, Vol. 6, p. 91-118.*
- Bentes-Gama, M. de M.; Scolforo, J.R.S.; Gama, J.R.V.; Oliveira, A.D. 2002. Estrutura e valoração de uma floresta de várzea alta na Amazônia. *CERNE*, 8(1):88-102.
- Breen, C.M.; Rogers, K.H.; Ashton, P.J. 1988. Vegetation processes in swamps and flooded plains. *In: Symoens, J. (ed.): Vegetation of inland waters, 223-247, Dordrecht.*
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes *Turrialba*, 15: 40-42.
- Burnett, R.M.; August, P.V.; Brown, J.H. Jr.; Killigbeck, K.T. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on Biodiversity. I. A Patch- Scale Perspective. *Conservation Biology*, 12(2):259-495.
- Campbell, D. G.; Daly, D.C.; Prance, G.T.; Maciel, U.N. 1986. Quantitative ecological inventory of Terra Firme and Várzea tropical forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia*, 38(4):369-393.
- Campbell, D.G.; Stone, J.L. ; JR., A.R. 1992. A comparison of the phytosociology of three floodplain (Várzea) forests of known ages, Rio Juruá, western Brazilian Amazon. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 108: 213-237.
- Cannell, M.G.R. 1984. Woody biomass of forest stands. *Forest Ecology and Management*, 8: 299-312.
- Cardoso, E.; Schiavini, I. 2002. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). *Revista Brasil. Bot.*, 25 (3): 277-289.

- 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 Brasil. Bot.*, 25(4): 419-430.
- Clark, D. A.; Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rainforest. *Ecological Monograph*, 62:315–344.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137:185-198.
- Clark, D.B.; Palmer, M.W.; Clark, D. A. 1999. Edaphic factors and the Landscape-Scale distributions of Tropical Rainforest Trees. *Ecology*, 80 (8): 2662-2675.
- Condit, R.; Ashton, P. S.; Baker, P.; Bunyavejchewin, S.; Gunatilleke, S.; Gunatilleke, N.; Hubbell, S.P.; Foster, R.B.; Itoh, A.; LaFrankie, J.V.; Lee, H.S.; Losos, E.; Manokaran, N.; Sukumar, R.; Yamakura, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288:1414-1418.
- Conserva, A.S. 2006. Germinação de sementes, emergência e recrutamento de plântulas de dez espécies arbóreas das várzeas da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã e Mamirauá, Amazônia Central. PhD Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas, 147pp.
- 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.
- De Simone, O.; Müller E.; Junk, W.J.; Schmidt W. 2002. Adaptations of Central Amazon tree species to prolonged flooding: root morphology and leaf longevity. *Plant Biol.*, 4: 515 – 522.
- Diário Oficial da União. 2006. Número 238, Seção 1, 1677-7042pp.

- Ebdon, D. 1998. *Statistics in Geography*. Basil Blackwell, Oxford, p. 232.
- Emmons, L.H.; Dubois, M.A. 2003. Leaf-area index change across river-beach successional transects in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 19:473–477.
- Ferraz, I.D.K.; Leal-Filho, N.; Imakawa, A.M.; Varela, V.P.; Pina-Rodrigues, F.C.M. 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 34(4): 621-633.
- Ferreira, C.S. 2006. Aspectos morfoanatômicos, bioquímicos e genéticos de *Himatanthus sucuuba*, em ambiente de várzea e de terra firme da bacia Amazônica. PhD Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas, 90pp.
- Ferreira, C.S.; Piedade, M.T.F.; Bonates, L.C. 2006. Germinação de sementes e sobrevivência de plântulas de *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood. em resposta ao alagamento, nas várzeas da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 36 (4): 413-418.
- Ferreira, L.V. 1991. O efeito do período de inundação na zonation de comunidades, fenologia e regeneração em uma floresta de igapó na Amazônia Central. Master of Science Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas. Manaus, Amazonas, 161pp.
- Ferreira, L.V. 1997. Effects of the duration of flooding on species richness and floristic composition in three hectares in the Jaú National Park in floodplain forests in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 6: 1353-1363.
- 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.

- Ferreira, S.J.F.; Reichart, K.; Miranda, S.A.F. 1999. Características físicas de sedimentos e solos em dois lagos de várzea na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 29 (2): 277-292.
- Fonseca-Júnior, S. F. da. 2007. Crescimento arbóreo de *Tabebuia barbata* (Bignoniaceae) e *Vatairea guianensis* (Fabaceae), em florestas alagáveis do igapó e várzea, na Amazônia Central, por métodos dendrocronológicos. Master' Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 39pp.
- Fonseca, M.G.; Martini; A.M.Z; dos Santos, F.M.S. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 15: 41-48.
- Furch, K. 1997. Chemistry of várzea and igapó soils and nutrient inventory of their Floodplain forests. In: Junk, W.J (Ed.). *The Central-Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. Vol. 126, p. 47-67.
- Furch, K. 2000. Chemistry and bioelement inventory of contrasting Amazonian forest soils. In: Junk, W.J; Ohly,J.J. Piedade, M.T.F.and Soares, M.G.M. (eds.). *The Central Amazonian Floodplain: Actual Use and Options for Sustainable Management*. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands, p.109-128.
- Gomez-Pompa, A; Burley,F.W. 1990.The Management of natural tropical forests. In: A. Gomez-Pompa, T.C. Whitmore and M.Hadley (eds.): *Rain forest regeneration and Management*. Man and Biosphere Series, Vol. 6., p.3-18.
- Goulding, M. 1997. História Natural dos Rios Amazônicos. Sociedade Civil Mamirauá, CNPq/ Rainforest Alliance. 208 pp.



- Harms, K.E.; Powers, J.S.; Montgomery, R.A. 2004. Variation in small sapling density, understory cover, and resource availability in four Neotropical Forests. *Biotropica*, 36(1): 40-51.
- Haugaasen,T; Peres, C.A. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*, 36 (1): 25-36.
- Higuchi, N.; Hummel, A.C.; Freitas, J.V.; Malinowski, J.R.; Stokes, B.J. 1994. Exploração florestal nas várzeas do Estado do Amazonas: seleção de árvores, derrubada e transporte. *In:Proceedings of the VIII Harvesting and transportation of Timber Products Workshop.IUFRO/UFPr, Curitiba, Paraná,p.168-193.*
- Inuma, J.C. 2006. Comparações na diversidade e estrutura da comunidade de plantas lenhosas da terra firme, várzea e igapó do Amanã, Amazônia Central. PhD Thesis, INPA/UFAM. Manaus, Amazonas. 99pp.
- Irion, G.; Muller, J.; Melo,J.N.; Junk, W. 1995. Quaternary geology of the Amazonian lowland. *Geo-Marine Letters*, 15:172 178.
- Jacson, M.B.; Colmer,T.D. 2005. Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress *Annals of Botany*, 96: 501–505.
- Jones, R.H.; Sharitz,R.R.; Dixon,P.M.; Segal,D.S; Schneider,R.R.1994. Woody plant regeneration in four floodplain forests.*Ecological monographs*, 64:345-367.
- 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.* Brasiliense, São Paulo.pp. 44-99.
- 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.* Dr. W.J. Junk Publishers, Dordrecht, p. 216-243.
- Junk, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. *In: L.B., Holm-Nielsen, I.C. Nielsen and H. Balslev (eds.), Tropical Forests: Botanical dynamics, speciation and diversity.* Academic Press Limited, London, p. 47 -64.
- Junk, W.J. 1993. Wetlands of tropical South America. *In: D.F. Whigham, D. Dykyjova & S. Hejny (eds). Wetlands of the World I* Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 679–739.
- Junk, W.J. 1997a. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. *In: Junk, W.J (ed). The Central-Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System.* Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Vol. 126, p. 3-22.
- Junk, W.J. 1997b. Structure and function of large central Amazonian river floodplains: synthesis and discussion. *In: Junk, W.J (ed). The Central-Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System.* Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Vol. 126, p. 455-472.
- Junk, W.J. 1998. A várzea do Rio Solimões-Amazonas: Conceitos para o aproveitamento sustentável e seus recursos. *Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros. Águas de Lindóia*, p.1-24.
- Junk, W.J. 2000a. Neotropical Floodplains: a continental-wide View. *In: Junk, W.J; Ohly, J.J. Piedade, M.T.F. and Soares, M.G.M. (eds.). The Central Amazonian Floodplain: Actual Use and Options for Sustainable Management.* Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands, p.5-26.

- Junk, W.J. 2000b. The Central Amazon River Floodplain: Concepts for the Sustainable use of its Resources. *In: Junk, W.J; Ohly, J.J. Piedade, M.T.F. and Soares, M.G.M. (eds.). The Central Amazonian Floodplain: Actual Use and Options for Sustainable Management.* Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands, p.75-94.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R. 1989. The Flood pulse concept in River-Floodplain Systems. *In: D.P. Dodge (ed.). Proceedings of the international Large River Symposium.* Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 106:110-127.
- Junk, W.J.; Krambeck, HJ. 2000. Climate and Hydrology. *In: Junk, W.J; Ohly, J.J. Piedade, M.T.F. and Soares, M.G.M. (Eds.). The Central Amazonian Floodplain: Actual Use and Options for Sustainable Management.* Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, p.95-108.
- Junk, W.J.; Ohly, J.; Piedade, M.T.F.; Soares, M.G.M. 2000. Actual use and options for the sustainable management of the central Amazon floodplain: discussion and conclusions. *In: Junk, W.J; Ohly, J.J. Piedade, M.T.F. and Soares, M.G.M. (Eds.). The Central Amazonian Floodplain: Actual Use and Options for Sustainable Management.* Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. p.536-579.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F. 2005. The Amazon River Basin. *In: The World's Largest Wet Lands: Ecology and Conservation*, eds. L. H. Fraser and P.A. Keddy. Published by Cambridge University Press. p.63-117.
- Kalliola, R.; Salo, J.; Puhakka, M.; Rajasilta, M. 1991. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. *J. Ecol.*, 79: 877-901.
- Kariuki, M.; Rolfe, M.; Smith, R.G.B.; Vanclay, J.K.; Kooyman, R.M. 2006. Diameter growth performance varies with species functional-group and habitat characteristics in subtropical rainforests. *Forest Ecology and Management*, 225: 1-14

- Klenke, M.; Ohly, J. J. 1993. Wood from floodplain. *In*: Junk, W.J.; Bianchi, H.K.(eds). 1<sup>st</sup> SHIFT Workshop, Belém. GKSS-Researchcenter, Gessdthacht, 88pp.
- Klinge, H., Adis, J.; Worbes, M. 1995. The vegetation of a seasonal várzea forest in the lower Solimões River, Brazilian Amazon. *Acta Amazonica*, 25(3/4): 201-220.
- Kozłowski, T. T. 1984. Responses of wood plants to flooding. *In*: Kozłowski T. T. (ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, London. p. 165-193
- Kozłowski, T. T.; Pallardy, S. G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. *In*: Kozłowski T. T. (ed.), *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, London. pp. 165-193.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología: Análisis experimental de la distribución y abundancia*. Ediciones Pirâmide, S.A.-Madrid.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Syst. Evol.*, 162: 285–304.
- Kubitzki, K.; Ziburski, A. 1994. Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. *Biotropica*, 26(1): 30-43.
- Kvist, L.P.; Nebel, G. 2001. A review of Peruvian flood plain forests: ecosystems, inhabitants and resource use. *Forest Ecology and Management*, 150:3-26.
- Lieberman, D; Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1992). *Journal of Tropical Ecology*, 3(4):347-358.
- Lima, A. P.; Lima, O.P.; Magnusson, W.E.; Higuchi, N; Reis, F.Q. 2002. Regeneration Of five commercially-valuable tree species after experimental logging in an Amazonian Forest. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, 26(5): 567-571.

- Lima, J.R.A, Santos,J.; Higuchi,N.2005. Situação das indústrias madeireiras do estado do Amazonas em 2000. *Acta Amazonica*, 35(2): 125 – 132.
- Nebel,G. 1999. Ecology and management of floodplain forests in the Peruvian Amazon. Ph.D. dissertation. Royal Veterinary and Agricultural University.Department of Economics and Natural Resources. Unit of Forestry, Copenhagen, Denmark.
- Nebel,G., Kvist,L.P., Vanclay,J.K. ; Vidaurre,H. 2001a. Forests dynamics in floor plain forests in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management. *Forest Ecology and Management*, 150:79-92.
- Nebel, G., Kvist,L.P., Vanclay,J.K., Christensen,H., Freitas,L.; Ruíz,J. 2001b. Structure and Floristic composition of flood plain forest in Peruvian Amazon.I.Overstory. *Forest Ecology and Management*,150:27-57.
- Nebel, G.; Meilby,H. 2005. Growth and population structure of timber species in Peruvian Amazon flood plains. *Forest Ecology and Management*, 215: 196–211
- Ohly, J.J.; Junk, W.J. 1999. Multiple use of central Amazon floodplain: Reconciling ecological conditions, requirements for environmental protection and socioeconomics needs. *Aus: Advances in Economy Botany*, 13:283-299.
- Oliveira, A.A. 1997. Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de Terra Firme de Manaus, Amazonas. PhD Thesis, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo,187pp.
- Oliveira, A.A.; Mori, S.A. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation*, 8:1219-1244.
- Oliveira, A.N; Amaral,I.L. 2004. Florística e fitossociologia de uma floresta de vertente na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 34(1):21-34.

- Oliveira-Wittmann, A.; Piedade, M.T.F.; Parolin, P.; Wittmann, F. 2007a. Germination in four low-várzea tree species of Central Amazonia. *Aquatic Botany*, 86: 197–203.
- Oliveira-Wittmann, A.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. 2007b. Patterns of structure and seedling diversity along a flooding and successional gradient in Amazonian floodplain forest. *PESQUISAS, BOTÂNICA* 58:119-138.
- Parolin, P. 2000a. Phenology and CO<sub>2</sub> assimilation of trees in Central Amazonia Floodplains. *Journal of Tropical Ecology*, 16:465-473.
- Parolin, P. 2000b. Growth, productivity and use of tree in with-water floodplains. *In*: Junk, W.J.; Ohly, J.J.; Piedade, M.T.F. and Soares, M.G.M. (Eds). *The Central Amazonian Floodplain: Actual Use and Options for Sustainable Management*. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands. p. 375-391.
- Parolin, P., Armbruster, N.; Junk, W.J. 2002. Seasonal changes of leaf nitrogen content in trees of Amazonian floodplains. *Acta Amazonica*, 32(2):231-240.
- Parolin, P. De Simone, O. Kaase, K.; Waldhoff, Rottenberger, S.; Kuhun, U.; Kesselmeir, J.; Kleiss, B. Schimdt, W.; Piedade, M.F.T.; Junk, W.J. 2004. Central Amazonian Floodplain Forests: Tree Adaptations in a Pulsing System. *The Botanical Review*, 70(3): 357–380.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. *Nature*, 104: 592–597.
- Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. 5ª Edição, Editora Harper Collins College Publishers.
- Piedade, M.T.F. 1985. Ecologia e biologia reprodutiva de *Astrocaryum jauari* Mart. (Palmae) como exemplo de população adaptada às áreas inundáveis do Rio Negro (igapós). Master of Science Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Fundação Universidade do Amazonas. Manaus, Amazonas, 188pp.

- Piedade, M.T.F.; Junk, W.J. 2000. Natural Grasslands and Herbaceous plants in the Amazon Floodplain and their Use. *In: Junk, W.J.; Ohly, J.J.; Piedade, M.T.F.; Soares, M.G.M. (eds.). The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management.* Backhuys Publishers B.V., Leiden, p. 269-290.
- Piedade, M.T.F.; Worbes, M.; Junk, W.J. 2001. Geo-ecological controls on elemental fluxes in communities of higher plants in Amazonian floodplains. *In: McClain, M.E.; Victoria, R.L.; Richey, J.E. (eds.). The Biogeochemistry of the Amazon Basin.* Oxford University Press, New York. p. 209-234.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.J.; Adis, J.; Parolin, P. 2005. Ecologia, zonação e colonização da vegetação arbórea das Ilhas Anavilhanas. *PESQUISAS, BOTÂNICA* 56:117-143.
- Pinto-Coelho, R.M. 2002. Fundamentos em Ecologia. Porto Alegre: Artmed Editora.
- Pires, J.M.; Prance, G.T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. *In: Prance, G.T.; Lovejoy, T.E. (eds.). Amazon: key environments.* Pergamon Press, Oxford, p. 109-145.
- Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.; Silman, M.R.; Percy-Nunez V. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian Forest. *Ecology*, 80(8): 2651–2661.
- Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazon forest types subject to inundation. *Brittonia*, 31(1) 26-38.
- Prance, G. 1980. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundações. *Acta Amazonica*, 10 (3):495-504.
- Queiroz, H.L. 2005. A Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá: um modelo de alternativa viável para a proteção e conservação da biodiversidade da Amazônia. Dossiê Amazônia II – *Revista de Estudos Avançados* – IEA/USP.

- Ribeiro, J.E.L.S, Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. Flora da Reserva Ducke. Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-firme na Amazônia Central, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 793pp.
- Ricklefs, R. 1993. A economia da natureza. 3ª Edição. Editora Guanabara. Koogan S.A.
- Rodrigues, R. 2007. Diversidade florística, estrutura da comunidade arbórea e suas relações com variáveis ambientais ao longo do lago Amanã (RSA), Amazônia Central. Master's Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 68pp.
- Rosa, S. A. 2008. Modelos de crescimento de quatro espécies madeireiras de Floresta de Várzea da Amazônia Central por meio de métodos dendrocronológicos. Master's Thesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 68pp.
- Rizzini, C. T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil*. 2ª Edição. Ambito cultural Edições Ltda. Rio de Janeiro, 747 pp.
- Ruokolainen, K.; Linna, A.; Tuomisto, H. 1997. Use of Melastomataceae and Pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 243-256.
- Salati, E.; Santos, A.A.; Lovejoy, T.E.; Klabin, I. 1998. Porque salvar a floresta amazônica. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 114pp.
- Salo, J.; Kalliola, R.; Hakkinen, I.; Makinen, Y.; Niemela, P.; Puhakka, M.; Coley, P.D. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature*, 222:254-258.



- Schöngart, J. 2003. Dendrochronologische Untersuchungen in Überschwemmungswäldern der várzea Zentralamazoniens. Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen, Vol. 149 (ed. by H. Böhnelt, H. Tiessen & H.J. Weidelt), pp. 1–257. Erich Goltze, Göttingen.
- Schöngart, J.; Piedade, M.T.F.; Worbes, M. 2000. Successional differentiation in structure, floristic composition and wood increment of whitewater floodplain forests in Central Amazonia. *Neotropical Ecosystems. Proceedings of the German-Brazilian Workshop, Hamburg*. p.589-606.
- Schöngart, J.; Piedade, M.T. F.; Ludwigshausen, S.; Horna, V.; Worbes, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 18:581-597.
- Schöngart, J.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.P; 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.
- 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. 2007. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. *Journal of Hydrology*, 335: 124–132.
- Schöngart, J.; Wittmann, F.; Worbes, M.; Piedade, M.T.F.; Krambeck, H.J.; Junk, W.J. 2007. Management criteria for *Ficus insipida* Willd. (Moraceae) in Amazonian white-water floodplain forests defined by tree-ring analysis. *Annals of Forest Science*, 64:657-664.

- Silva Júnior, M.C.; Silva, A.F. 1988. Distribuição dos diâmetros dos troncos das espécies mais importantes do cerrado na Estação Florestal Experimental de Paraopeba (EFLEX) - MG. *Acta Botanica Brasilica*, 2(1-2): 107-126.
- Sioli, H. 1991. Amazônia: Fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais. 3ª Edição. Vozes, Petrópolis, 72pp.
- Siqueira, J.C de. 2006. Bioinvasão vegetal: dispersão e propagação de espécies nativas e invasoras exóticas no Campus da Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro (Puc-Rio). *PESQUISAS, BOTÂNICA* 57: 319-330.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 79(1):23-30.
- Svenning, J. 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica*, 32(2): 252–261.
- Svenning, J. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical Rain-Forest Palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, 67(1): 1-53.
- Swaine, M.D.; Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75: 81-86.
- Takahasi, A.; Fina, B.G. 2004. Síndromes de dispersão de sementes de uma área do Morro do Paxixi, Aquidauana, MS, Brasil. *In: IV Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal (SIMPAN 2004): sustentabilidade regional, Corumbá/MS, Embrapa Pantanal.*
- ter Steege, H.; Pitman, N.; Sabatier, D.; Castellanos, H.; Der Hout, P.V.; Daly, D.C.; Silveira, M.; Phillips, O.; Vasquez, R.; Andel, T.V.; Duivenvoorden, J.; Oliveira, A.A. de; Ek, R.; Thomas, R.; Essen, J.V.; Baider, C.; Mas, P.; Mori, S.; Terborgh, J., Vargas, P.N.; Mogollon, H.; Morawetz, W. 2003. A spatial model of tree  $\alpha$ -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2255–2277.

- ter Steege, H.; Pitman, N.C.; Phillips, O.L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; Molino, J.F.; Prévost, M.F.; Spichiger, R.; Castellanos, H.; von Hildebrand, P.; Vásquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443 (7110): 444-7.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W.; Rodriguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian Biodiversity. *Science*, 269:63-66.
- Waldhoff, D.; Saint-Paul, U.; Furch, B. 1996. Value of fruits and seeds from the floodplain forests of Central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica*, 2:143-156.
- Waldhoff, D.; Alencar, L.M. 2000. Production and chemical composition of fruit from tree in floodplain forests of central Amazonia and their importance for fish production. In: Junk, W.J; Ohly, J.J. Piedade, M.T.F. and Soares, M.G.M. (eds.). *The Central Amazonian Floodplain: Actual Use and Options for Sustainable Management*. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands, pp.393-416.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(4): 207–215.
- Wittmann, F., 2001. Artenverbreitung und Bestandesstruktur in amazonischen Várzea-Wäldern und Möglichkeiten der Erfassung von Waldtypen mittels fernerkundlichen Methoden. PhD Dissertation. University of Mannheim, 203 pp.
- Wittmann, F.; Parolin, P. 1999. Phenology of six tree species from central Amazonian Várzea. *Ecotropica*, 5:51-57.
- Wittmann, F.; Anhof, 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.

- Wittmann, F.; Junk, W.J. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography*, 30(10): 1533-1544.
- 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.; Parolin, P. 2005. Aboveground Roots in Amazonian Floodplain Trees. *Biotropica*, 37(4):609-619.
- Wittmann, F.; Schongart, 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 with-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 J.* 27 (3): 255-268.
- Wittmann, F.; Oliveira-Wittmann, A. (no prelo): Use of Amazonian floodplain trees. *In*: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.): Ecology and management of Amazonian floodplain forests. Ecological Series, Springer Verlag, Berlin.
- Wittmann, F.; Schöngart, J.; Brito, J.M.; Oliveira-Wittmann, A.; Parolin, P.; Piedade, M.T.F.; Junk, W.J.; Guillaumet, J.-L. (no prelo) *Manual of tree species in central Amazonian white-water floodplains: Taxonomy, Ecology, and Use*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia - INPA, Universidade Estadual do Amazonas - UEA, Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá - ISDM. Editora Valer, Manaus.
- Worbes, M. 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonian. *AMAZONIANA IX*, 3:459-484.

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. 1997. The Forest Ecosystem of the Floodplain. In: Junk, W.J (ed.). *The Central-Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Ecological Studies. Vol. 126. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 223-266.

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.