

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Variáveis climáticas e hidrológicas regem o incremento diamétrico anual e a regulação hidráulica da espécie *Hydrochorea corymbosa* (Fabaceae) em uma floresta de várzea na Amazônia Central

Priscila Amaral de Sá

Manaus

Outubro, 2020

Priscila Amaral de Sá

Variáveis climáticas e hidrológicas regem o incremento diamétrico anual e a regulação hidráulica da espécie *Hydrochorea corymbosa* (Fabaceae) em uma floresta de várzea na Amazônia Central

ORIENTADOR (A): DRA. FLÁVIA MACHADO DURGANTE

CO-ORIENTADOR (A): DR. JOCHEN SCHÖNGART

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

Manaus,
Outubro, 2020



DIVISÃO DO CURSO
DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BOTÂNICA



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

Aos vinte e três dias do mês de outubro de 2020 às 09:00 horas, através do Google Meet, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dr. Mário Tommasiello Filho, da Universidade de São Paulo (USP) e Dr. Rafael Silva Oliveira, da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), tendo como suplentes: Dra. Juliana Schiatti de Almeida, da Universidade Federal do Amazonas (UFAM) e Dra. Gisele Biem Mori, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE Mestrado**, intitulada: **“Variáveis climáticas e hidrológicas regem o incremento anual e a regulação hidráulica da espécie *Hydrochorea corymbosa*-Fabaceae, em uma floresta de várzea na Amazônia Central”** discente: Priscila Amaral de Sá, sob orientação: Dra. Flávia Machado Durgante e coorientação: Dr. Jochen Schongart. Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
MARIA TERESA FERNANDEZ PEIDADE	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO <input type="checkbox"/> REPROVADO	<i>Maria Teresa Fernandez Peidade</i>
MÁRIO TOMMASIELLO FILHO	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO <input type="checkbox"/> REPROVADO	<i>Mário Tommasiello Filho</i>
RAFAEL SILVA OLIVEIRA	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO <input type="checkbox"/> REPROVADO	<i>Rafael S. Oliveira</i>
GISELE BIEM MORI	<input type="checkbox"/> APROVADO <input type="checkbox"/> REPROVADO	_____
JULIANA SCHIETTI DE ALMEIDA	<input type="checkbox"/> APROVADO <input type="checkbox"/> REPROVADO	_____

Manaus (AM), 23 de outubro de 2020.

OBS: A banca recomenda que os comentários feitos sejam incorporados pela aluna.

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

Dr. Michael Jake Gilbert Hopkins
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Botânica
PD. 116/2017 - DBO/INPA



A485v Amaral de Sá, Priscila

Variáveis climáticas e hidrológicas regem o incremento diamétrico anual e a regulação hidráulica da espécie *Hydrochorea corymbosa* (Fabaceae) em uma floresta de várzea na Amazônia Central. / Priscila Amaral de Sá; orientadora Flávia Machado Durgante; coorientador Jochen Schöngart. - Manaus: [s.l.], 2020.

1,684 MB

29p. : il. color.

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

1. Anatomia da madeira. 2. Área de xilema. 3. Variações climáticas. I. Durgante, Flávia Machado. II. Schöngart, Jochen. III. Título

CDD 583.74 811 3

Agradecimentos

Existem muitos a quem devo agradecer por todo auxílio durante essa jornada. Para começar, gostaria de agradecer à Deus pela vida e as oportunidades que me deu.

Agradeço a minha mãe Vanda Lucia Amaral de Sá (in memorian) por todo o apoio que sempre me deu, por estar ao meu lado mesmo que a distância.

Agradeço a minha irmã Daniele Amaral de Sá que me deu e dá forças para continuar e me apoia mesmo quando é difícil. A Pupi por sempre me acolher. E ao Cosme Almeida por todo apoio nesse período.

Agradeço aos meus amigos, que cada um com seu jeito sempre estão dispostos a ajudar, seja nos árduos trabalhos de campo, com sua presença, com palavras de encorajamento, de afeto ou para me fazer dar risadas.

A CAPES pela concessão da bolsa de estudos. Ao BMBF e ao projeto ATTO pelo apoio financeiro do trabalho.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Programa de Pós-graduação em Botânica pela oportunidade de aprendizado, pelo apoio logístico e financeiro.

Aos meus orientadores Dra. Flávia Machado Durgante e Dr. Jochen Schöngart por terem aceitado os desafios desse trabalho, pelo apoio em todas as etapas e pela confiança.

Ao PELD pela concessão de coleta em suas parcelas.

A Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade coordenadora do grupo de pesquisa de Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Área Úmidas (MAUA) e ao grupo pelo auxílio na logística de trabalhos de campo e contribuições intelectuais para o trabalho.

À Cooperação Científico-Técnica entre INPA e a Sociedade Max-Planck em Áreas alagáveis pelo apoio logístico e de suprimentos.

Aos técnicos do grupo MAUA Celso Rabelo Costa, Mário Luis Picanço Marinho, Elizabeth Rodrigues Rebouças e Valdeney de Araújo Azevedo por sua boa vontade em ajudar a enfrentar os desafios de organizar as excursões e arranjar meios para que todas as coletas fossem realizadas.

A Janaína Gonçalves Quixabeira, Anderson de Araújo Reis, Gildo Oliveira Feitoza e Victor Hugo F. Andrade especialmente pelo auxílio nos trabalhos de campo.

Ao Dr. Mário Tommasiello Filho por permitir que utilizasse as instalações do Laboratório de Identificação e Anatomia da Madeira- ESALQ/ USP para confecção das lâminas histológicas. E a todos os integrantes do Laboratório, principalmente ao Luíz Santini Júnior que me ensinou

a fazer as lâminas e Ricardo Ortega e Aparecido Cândido Siqueira por todo apoio enquanto estive em Piracicaba.

A minha amiga Mariana Shizue Gouveia Saito que me acolheu de braços abertos em sua casa, permitindo que eu ficasse lá durante toda minha estada em Piracicaba. Aos meus amigos da ESALQ que me proporcionaram tanto afeto nesse reencontro.

Ao LAFIECO- IB/USP por terem me recebido. Especialmente ao Dr. Giuliano Locosselli pela paciência e apoio em me ensinar a utilizar os equipamentos.

À todos que de qualquer forma tenham contribuído para este trabalho direta ou indiretamente sou imensamente agradecida e que se sintam parte deste trabalho.

Resumo

A região amazônica tem sido fortemente impactada pela intensificação dos ciclos hidrológicos com eventos extremos de cheias e de secas nos rios. As grandes inundações elevam a duração da fase aquática de florestas alagáveis, influenciando a sobrevivência e produtividade das árvores nesses ambientes. Estudos que reconheçam as respostas das plantas às variações ambientais são essenciais para entender a vulnerabilidade das árvores nas florestas alagáveis da Amazônia. Este estudo foi realizado na Amazônia Central, na floresta de várzea do Lago Catalão, Iranduba-AM, onde foram amostrados 30 indivíduos com diâmetro a altura do peito (DAP) $\geq 20,0$ cm da espécie *Hydrochorea corymbosa* (Fabaceae) em diferentes topografias variando em 2 metros. Desses, foram retiradas duas amostras de madeira por indivíduo com trado de incremento mecanizado de 12 mm de diâmetro, em uma altura média de 0.95m acima do solo. Com as amostras foi construída a cronologia, estimada a área de xilema ativo anual e medidos elementos anatômicos dos anéis de crescimento. As séries temporais de parâmetros do lenho foram relacionadas com variáveis hidrológicas (duração da fase aquática, duração da fase terrestre, altura de inundação e profundidade do lençol freático), climáticas regionais (precipitação mensal, temperatura máxima mensal, temperatura mínima mensal e evapotranspiração) e globais (anomalias mensais de temperaturas superficiais do Oceano Atlântico Norte (NATL), Atlântico Sul (SATL) e o Modo Meridional do Atlântico (AMM)). A cronologia de anéis de crescimento foi construída a partir de 18 indivíduos e abrangeu o período 1978-2019, que não apresentou correlações com as variáveis hidro-climáticas da região, porém mostrou uma correlação significativa com NATL, que tem forte influência nos regimes pluviométricos e hidrológicos da Amazônia Central. A área de xilema ativo, de vasos ativos (cm²) e área de vasos perdidos (cm²) está correlacionada com as temperaturas do ar, evapotranspiração e NATL. A espécie ainda demonstra alta plasticidade ao ajustar caracteres anuais de diâmetro de vasos (mm), frequência de vasos/cm² e quantidade de parênquima com os fatores hidrológicos, como altura de inundação, duração das fases terrestre e aquática. A espécie mostrou alta plasticidade anatômica entre os anos, conseguindo se adaptar as mudanças do ambiente.

Palavras-chave: Dendrocronologia, anatomia da madeira, área de xilema ativo, variações climáticas.

Abstract

The Amazon region have been strongly impacted by the intensification of the hydrologic cycle during recent decades leading to an increase in the magnitude and frequency of extreme flood and drought events in the rivers. Severe floods increase the duration of the aquatic phase in floodplains forests affecting tree physiology and growth in these environments. Studying responses of trees to environmental variations are essential to understand the trees vulnerability in the Amazonian floodplain forests under climate change scenarios. This study was performed in nutrient-rich Central Amazonia floodplain forests (várzea), located at Catalão Lake of the municipality Iranduba, Amazonas state. A total of 30 individuals with diameter at breast height

(DBH) $\geq 20,0$ cm of the tree species *Hydrochorea corymbosa* (Fabaceae) were studied, growing at topographic elevations with differences of up to meters. From each tree two wood samples were collected using a mechanized borer with internal diameter of 12 mm at a mean height of 0.95 m above the soil. Applying cross-dating techniques a tree-ring chronology was developed. Annual sapwood area was estimated and anatomic parameters (vessel area, vessel frequency and parenchyma quantity) of the growth rings were measured and extrapolated to the active sapwood area along a chronosequence. Time series of tree rings and wood parameters were related to hydrologic variables (duration of aquatic and terrestrial phases, flood height and groundwater depth), regional (monthly values of precipitation, maximum temperature, minimum temperature and evapotranspiration) and global climate parameters (monthly sea surface temperature (SST) anomalies of North Atlantic Ocean–NATL, South Atlantic–SATL and the Atlantic Meridional Mode–AMM). The tree-ring chronology covered the period of 1978-2019, but didn't show any correlation with regional hydro-climatic variables. Significant correlation was only observed with SST anomalies of the NATL that has strong influence on pluviometric and hydrologic regimes of Central Amazonia. The sapwood area (cm²), active vessel area (cm²) and lost vessel area (cm²) are correlated with air temperature, evapotranspiration and SST-NATL, while vessel diameter, vessel frequency and quantity of parenchyma are adjusted by the hydrological regime (flood height, duration of aquatic and terrestrial phases). The species showed great anatomic plasticity resulting to interannual adjustments which allows the species to adapt to environmental changes.

Key words: Dendrochronology, wood anatomy, sapwood area, climate variation.

Sumário

1	Introdução.....	1
2	Objetivos	4
3	Materiais e métodos	5
3.1	Área de estudo	5
3.2.	A espécie <i>Hydrochorea corymbosa</i> (Rich.) Barnaby e J.W. Grimes.....	7
3.3.	Coleta das amostras e processamento das amostras	8
3.4.	Análises dendrocronológicas	9
3.5.	Análise microscópica dos tecidos anatômicos	9
3.6.	Estimativa da área de xilema ativo	10
3.7.	Cálculo do índice de vulnerabilidade.....	11
3.8.	Dados climáticos e hidrológicos.....	12
3.9.	Análise estatística	13
4	Resultados	14
4.1	Descrição macro e microscópica do lenho transversal de <i>Hydrochorea corymbosa</i>	14
4.2.	Ajuste do crescimento diamétrico com as variáveis hidrológicas e climáticas	15
5	Discussão	21
6	Conclusão	25
	Referências bibliográficas	26

Lista de Figuras

- Figura 1:** A- Área de estudo no Lago Catalão, situado no município de Iranduba-AM, a 10 km da capital Manaus. (Fonte: Google Earth); B- Gráfico hidroclimatológico da Região do Lago Catalão com os dados de precipitação local anual (mm), temperatura máxima anual local (°C), temperatura mínima anual local (°C), Cota máxima do Rio Negro na região do Lago Catalão e Cota mínima do Rio Negro na região do Lago Catalão (Fonte: INMET e Porto de Manaus). 6
- Figura 2:** Gráfico do fluxo de seiva ($\text{g H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e incremento radial mensal da espécie *Hydrochorea corymbosa* (Fabaceae) em relação ao nível de inundação do rio (m). 8
- Figura 3:** a- Foto macroscópica da espécie *Hydrochorea corymbosa* CH1, vista do corte transversal. Vasos com parênquima axial paratraqueal e anéis de crescimento por diferença de densidade da madeira (setas vermelhas) (escala em mm); b- Foto da microanatomia de *Hydrochorea corymbosa* (lente de aumento 4x) amostra CH13 (setas vermelhas indicam os anéis de crescimento) (escala em micrômetros). 15
- Figura 4:** Cronologia da espécie *Hydrochorea corymbosa* construída com 18 árvores e 24 cores e 28 anos com intercorrelação entre séries de 0.38, R-bar de 0.35 e EPS de 0.90..... 16
- Figura 5:** Matriz de correlação ($p < 0.05$) por gradiente de cor sendo tons de azul correlações negativas e tons de laranja correlações positivas, variando de 0.4-0.9, das variáveis globais e locais com os parâmetros do lenho de *Hydrochorea corymbosa*. Abaixo o gráfico da média do nível do Rio Negro por mês de acordo com o período de crescimento da espécie (julho-junho). 17
- Figura 6:** Quantidade de anéis ativos por ano em árvores de *Hydrochorea corymbosa* na várzea da Amazônia Central no período de 24 anos (1995-2019). 18
- Figura 7:** Correlações espaciais ($p < 0.05$) para o período 1991-2018 entre a área de vasos ativos (cm^2) de *Hydrochorea corymbosa* da Amazônia Central (asterisco) e as anomalias de temperatura superficiais do Oceano Atlântico norte (NATL), sendo que o mapa superior apresenta os dados de setembro e o inferior do mês de outubro. 19
- Figura 8:** Correlações entre as variáveis hidro-climáticas e os tecidos anatômicos diâmetro de vasos (mm), frequência de vasos/ cm^2 e quantidade de parênquima/ cm^2 da espécie *Hydrochorea corymbosa*, sendo as setas azuis correlações negativas e vermelhas correlações positivas ambas com $p \leq 0,05$ 20

1 Introdução

Áreas úmidas (AUs) são ecossistemas na interface entre ambientes terrestres e aquáticos e cobrem cerca de 30% da Bacia Amazônica (Melack & Hess 2010). Estas áreas podem ser divididas em AUs com nível de água relativamente estável (p. ex., buritizais) e as AUs influenciadas por pulsos de inundação que dominam em cobertura a paisagem amazônica. Porém apresentam diferenças em relação com a frequência, previsibilidade e amplitude do pulso de inundação e as condições edáficas (Junk et al. 2011, 2012, 2015). Áreas alagáveis que ocorrem ao longo dos grandes rios amazônicos abrangem cerca 750.000 km². são influenciadas por pulsos regulares e previsíveis de inundação com altas amplitudes. Este fenômeno ocasiona uma estação de águas altas (cheia – fase aquática) e uma estação de águas baixas (seca – fase terrestre) durante o ano, nas florestas situadas à beira de grandes rios (Junk 1989, Wittmann et al. 2006). Porém, as condições edáficas variam nestes ambientes, no igapó banhado por rios de águas pretas ou claras provenientes do escudo das Guianas e do Brasileiro respectivamente, são regiões mais antigas e também mais pobres em sedimentos e nutrientes (Irion et al. 1997). Já as várzeas, localizadas ao longo dos grandes rios de água-branca, com cabeceiras na Cordilheira Andina e encostas pré-andinas, possuem um ecossistema com dinâmica, fertilidade e produtividade relativamente altas e cobertura de mais de 450.000 km² (Junk et al. 2012, Wittmann and Junk 2016).

As várzeas da Amazônia Central apresentam uma cobertura florestal de 50-70%, que é composta por vários estágios sucessionais em consequência de processos geomorfológicos dinâmicos (Worbes et al. 1992, Wittmann et al. 2002, 2004). As espécies arbóreas que habitam esses locais são adaptadas a tolerar a inundação (Junk et al. 1989, Schlüter & Furch 1992, De Simone et al. 2002, Haase & Rättsch 2010, Parolin et al. 2004, Piedade et al. 2010). O período de alagamento causa uma redução da capacidade das árvores de captar água devido a anoxia em suas raízes causando um déficit de água para as copas, resultando na queda foliar (Parolin et al. 2004) e um período de dormência cambial (Schöngart et al. 2002). O déficit de água que acontece no dossel das árvores alagadas é similar ao observado em árvores que sofrem longos períodos de estação seca (Worbes et al. 1992). Algumas espécies ao trocar as folhas na fase aquática aumentam o fluxo de seiva com as folhas novas e reidratam a copa ainda sob inundação (Parolin et al. 2004). Essas plantas são tão adaptadas ao pulso de inundação que muitas produzem flores e frutos nesse período, sendo comum espécies com dispersão de sementes por

hidrocoria e ictiocoria (Piedade et al. 2010, Oliveira Wittmann et al. 2010). O estresse hídrico durante a fase terrestre dependerá do extensão do período seco e da quantidade de chuvas, em anos com clima extremo onde o período de fase aquática se distancia da época chuvosa é possível a ocorrência de déficit hídrico (Schöngart & Junk 2020). Na fase terrestre em anos típicos não ocorre um déficit hídrico intenso, o que proporciona ótimas condições de crescimento diamétrico e desenvolvimento para as árvores. No entanto, as árvores de florestas alagáveis são excelentes exemplares para registrar as variações climáticas e hidrológicas anuais em seus anéis de crescimento (Schöngart et al. 2004, 2005) devido as duas condições opostas que vivem ao longo do ano.

Os anéis de crescimento anuais são importantes registros das condições ambientais vividas pela árvore ao longo de sua vida. Por exemplo, a largura dos anéis de crescimento tem mostrado forte correlação com a duração da fase terrestre nas florestas alagáveis em cronologias (Schöngart et al. 2004, 2005), comprovando que fases terrestres mais longas proporcionam melhores condições de crescimento para muitas espécies. No entanto, há outras características como as estruturas anatômicas do xilema que ainda são pouco exploradas para entender a plasticidade das espécies no ajuste dos seus tecidos hidráulicos (Fonti et al. 2010). Estudos entre espécies, ao longo de gradientes ambientais e zonas climáticas (Carlquist 1977) têm demonstrado adaptações estruturais das árvores para ajustar o suporte, o armazenamento e o transporte de solutos sob diferentes condições ambientais e restrições filogenéticas (Chave et al. 2009). Em condições ambientais mais favoráveis ao crescimento as espécies tendem a apresentar estruturas anatômicas mais aquisitivas, como maior diâmetro, menor frequência dos vasos e menor quantidade de parênquima. Em ambientes mais extremos as estruturas anatômicas apresentam um comportamento mais conservativo como encontrado por (Pfausch et al. 2016) em um gradiente de disponibilidade de água na Austrália. Os autores encontraram que a média do diâmetro dos vasos diminui com o aumento da aridez. Pela lei de Hagen-Poiseuille (1840), o raio do tubo é elevado a quarta potência, ou seja, um pequeno aumento no raio causa um grande aumento na quantidade de fluido que pode ser transportada. Dessa forma, vasos largos são mais eficientes, porém menos seguros quanto a embolia que pode ocorrer pela falta de água e entrada de bolhas de ar nos vasos (Choat et al. 2005). No entanto, investigar a variabilidade anatômica da madeira ao longo da sequência dos anéis de crescimento em um ambiente com tantos extremos como as áreas alagáveis amazônicas pode trazer importantes

informações quanto a plasticidade dessas espécies em resposta às condições ambientais e como estas irão responder às mudanças climáticas.

Além do ajuste dos tecidos a planta também necessita de uma regulação hidráulica da área de xilema ativo responsável pelo abastecimento de água para a copa das árvores. A regulação da área de xilema ativo é uma resposta à área foliar que esse xilema precisa abastecer (Vertessy et al., 1995, Lambers & Oliveira, 2019). A manutenção do fluxo de seiva durante o período produtivo da planta exerce grande influência na necessidade de transpiração das folhas (Poorter et al. 2010). No entanto, ainda não foi descrito para as espécies de áreas alagáveis amazônicas se as variações climáticas e hidrológicas estão dirigindo a regulação da área de xilema ativo anual.

Mudanças climáticas se tornaram uma realidade também para a Bacia Amazônica, principalmente pela manifestação de aumentos de temperatura (Gloor et al. 2015). A tendência de aquecimento é melhor evidenciada a partir de 1980 e é intensificada a partir do final do século 20 (Marengo et al. 2018), quando ocorreram quatro secas excepcionais em 1997/1998, 2005, 2010 e 2015/2016 (Jiménez-muñoz et al. 2016, Aragão et al. 2018). Na Amazônia Central, as temperaturas médias e máximas mensais aumentaram 0,5 °C e 0,6 °C durante o período 1980-2015, em comparação à média do período de 1910-1980 (Schöngart & Junk, 2020). Outras tendências observadas são as intensificações dos regimes pluviométricos e ciclos hidrológicos nas décadas recentes (Schöngart & Junk 2020). Vários estudos têm mostrado que a variabilidade interanual da precipitação e hidrologia dos grandes rios na região amazônica pode ser, em parte, atribuída às variações de anomalias de temperaturas superficiais do mar (TSM) no Pacífico Equatorial e ao gradiente meridional do Atlântico tropical (Yoon and Zeng 2010, Gloor et al. 2013, 2015, Marengo and Espinoza 2016, Barichivich et al. 2018).

Estudos sobre a ecofisiologia das espécies são importantes para mostrar como as florestas reagem e estão vulneráveis as modificações ambientais (Fichtler and Worbes 2012). Espécies adaptadas a pulsos de inundação como as que ocorrem na várzea amazônica passam por dois opostos ambientais ao longo do ano, a fase aquática e a fase terrestre (Wittmann et al. 2010), estando vulneráveis as mudanças climáticas e necessitam de uma forte regulação hidráulica anual. Nesse sentido, a espécie *Hydrochorea corymbosa* (Rich.) Barneby & J.W. Grimes, de ampla ocorrência na várzea amazônica é intrigante. Estudos prévios realizados com a planta mostram o retorno do fluxo de seiva ainda na fase aquática, indicando que a espécie está regulando a área de xilema ativo tanto na fase aquática, quando possui restrição na captação

de água, quanto na fase terrestre, quando não apresenta restrições no crescimento diamétrico (Schöngart et al. 2002, Horna et al. 2010). Deste modo, o objetivo do presente trabalho é avaliar a influência das variações climáticas e hidrológicas no crescimento diamétrico da espécie *Hydrochorea corymbosa* e detectar se e como essas variações ambientais influenciam na regulação hidráulica anual do xilema, tanto na formação dos tecidos anatômicos quanto a regulação da área do xilema ativo. Para isso foi construída uma cronologia para espécie compreendendo o período de 1978-2019, os tecidos anatômicos foram medidos ao longo da sequência dos anéis de crescimento e a área do xilema ativo foi estimada para cada ano estudado. Essas características foram correlacionadas com as variáveis climáticas locais, anomalias de temperatura do oceano e as variáveis hidrológicas. Conhecer a plasticidade das espécies arbóreas em resposta as variáveis climáticas e hidrológicas tanto no crescimento diamétrico anual quanto na regulação do xilema é uma linha de estudo promissora para entender a vulnerabilidade hidráulica das espécies amazônicas de às mudanças climáticas.

2 Objetivos

Objetivo geral: Avaliar os fatores hidro-climáticos que regulam o incremento diamétrico do tronco e as propriedades hidráulicas do lenho da espécie arbórea *Hydrochorea corymbosa* (Fabaceae) em uma floresta alagável de várzea da Amazônia Central.

Objetivos específicos:

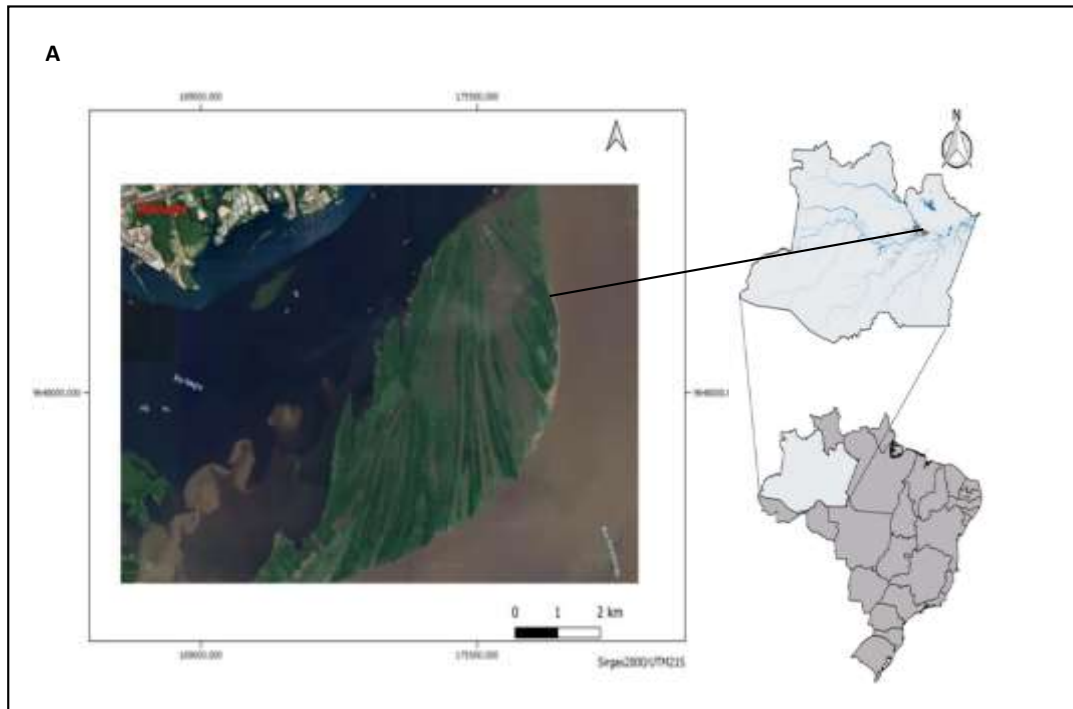
- I- Descrever macro e microscópicamente o lenho da espécie *Hydrochorea corymbosa*;
- II- Construir uma cronologia da espécie *Hydrochorea corymbosa* com dados de largura dos anéis e identificar os fatores ambientais que influenciam o incremento;
- III- Entender a influência de fatores hidrológicos e climáticos sobre a regulação da área de xilema ativo anual da espécie *Hydrochorea corymbosa*.
- IV- Entender a influência de fatores hidrológicos e climáticos sobre o as características dos tecidos anatômicos anuais de *Hydrochorea corymbosa*.

3 Materiais e métodos

3.1 Área de estudo

As amostras foram coletadas em árvores localizadas no Lago Catalão (03°10'04"S e 59°54'45"O) (Figura 1A), no município de Iranduba-AM que dista cerca de 10 km do município de Manaus. A precipitação anual média acumulada é 2.301 mm (1981-2010) (INMET 2020) e sua temperatura média anual oscila entre 25° e 26°C (Brito 2006). O lago situa-se na confluência entre os rios Negro (água preta) e Solimões (água branca), recebendo águas desses dois rios, mas com predominância da físico-química das águas do Solimões (Brito et al. 2014) ao longo do ano. Desta forma, as margens do Lago Catalão são colonizadas por uma floresta com componentes típicos de várzea de maior fertilidade (Junk et al. 2012).

O Lago Catalão tem seu pulso hidrológico monomodal e previsível controlado pelo regime dos rios, refletindo os valores da régua fluviométrica do Rio Negro no Porto de Manaus (Figura 1B), com uma amplitude média de inundação de 10,2 m, sendo o pico da cheia durante o mês de junho, com base nos dados obtidos nos anos de 1902 a 1994 (Schöngart & Junk 2007). As florestas da várzea estão sujeitas à inundação média por até 230 dias por ano (Wittmann et al. 2002, Junk et al. 2011), porém a quantidade de dias de inundação depende da topografia de cada área, reduzindo da topografia mais baixa para a mais elevada (Worbes et al. 1992).



B

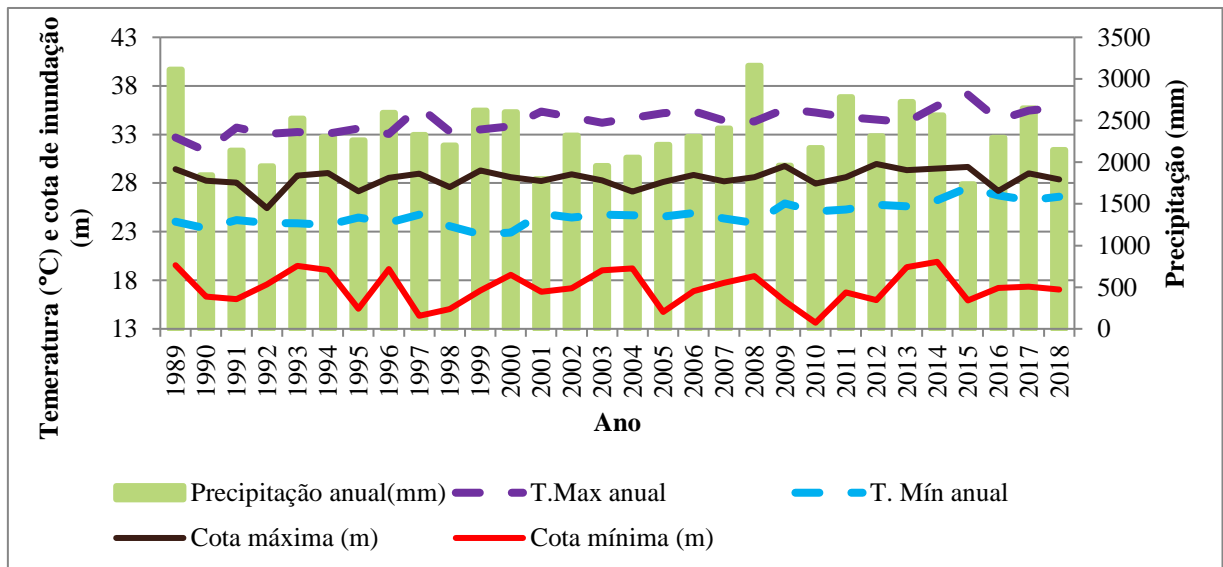


Figura 1: A- Área de estudo no Lago Catalão, situado no município de Iranduba-AM, a 10 km da capital Manaus. (Fonte: Google Earth); B- Gráfico hidroclimatológico da Região do Lago Catalão com os dados de precipitação local anual (mm), Temperatura máxima anual local (°C), Temperatura mínima anual local (°C), Cota máxima do Rio Negro na região do Lago Catalão e Cota mínima do Rio Negro na região do Lago Catalão (Fonte: INMET e Porto de Manaus).

3.2 A espécie *Hydrochorea corymbosa* (Rich.) Barnaby e J.W. Grimes

A espécie *Hydrochorea corymbosa* (Rich.) Barnaby e J.W. Grimes pertence à família Fabaceae, sub-família Mimosoidae, e tem como sinônimos *Mimosa corymbosa*, *Albizia corymbosa* e *Pithecellobium corymbosum*. Popularmente a espécie é conhecida como faveira, paricarana e pracaxi-da-beira. Possui hábito arbóreo ou arvoreta, decídua e suas folhas são alternas, bipinadas, foliólulos sésseis com venação broquidódroma e nectários entre as pinas e os foliólulos. Com ampla distribuição em áreas alagáveis, a espécie pode ser também encontrada em áreas de campinarana, cerrado (lato sensu) e floresta ciliar ou galeria (Koponen et al. 2003, Soares 2020). *Hydrochorea corymbosa* é nativa da América do Sul, e tem importância econômica, sendo empregada na confecção de varas, lenha e carvão. Sua madeira possui coloração creme e densidade $\approx 0.65\text{g/cm}^3$ (Souza 2012, Horna et al. 2010, Wittmann et al. 2010).

Geralmente, a queda das folhas nas árvores das florestas alagáveis tem início próximo ao pico da cheia (fase aquática), uma evidência de que o pulso hídrico tem importante papel na fenologia das folhas dessas espécies (Schöngart et al. 2002). Porém, quando *H. corymbosa* foi estudada por Horna et al. 2010 (identificada nesse trabalho como *Albizia multiflora* e com nomenclatura atualizada por Schöngart, J., comunicação pessoal), os autores observaram que esta espécie decídua apresenta queda foliar ainda em fevereiro (Figura 2), ou seja, de 2 a 3 meses antes que a maioria das demais espécies coocorrendo na várzea. Além disso, verificaram que ocorreu uma redução gradual do fluxo de seiva, que cessou ao redor do mês de maio quando os níveis da água se aproximam ao nível máximo da inundação. Logo após a queda foliar em fevereiro, a espécie apresenta uma queda brusca das taxas de incremento radial indicando uma dormência cambial que se estende até o mês de julho (Schöngart et al. 2002). Após o brotamento de novas folhas em maio, observa-se a partir de junho um aumento do fluxo de seiva que atinge o máximo no período julho-agosto (Horna et al., 2010), ainda na fase aquática, seguida por um aumento nas taxas de incremento radial (Schöngart et al. 2002) com mais ou menos um mês de defasagem temporal (Figura 2). Durante a fase terrestre o fluxo de seiva e as taxas de incremento radial são elevadas, de forma que o período de crescimento anual ocorre de julho-junho para a espécie se adaptar à dormência cambial que dá início a um novo anel de crescimento. Este comportamento difere em comparação com outras espécies decíduas de áreas alagáveis estudadas, como *Vitex cymosa* (Lamiaceae), *Crataeva tapia* (Capparaceae) e a de tronco suculento *Pseudobombax munguba* (Malvaceae) que apresentam queda foliar, produção de

folhas novas, dormência cambial em períodos posteriores e fluxos de seiva reduzido durante a fase aquática (Schöngart et al. 2002, Horna et al. 2010). As diferenças fisiológicas dessa espécie podem distinguir seu comportamento das demais espécies locais também em outros aspectos.

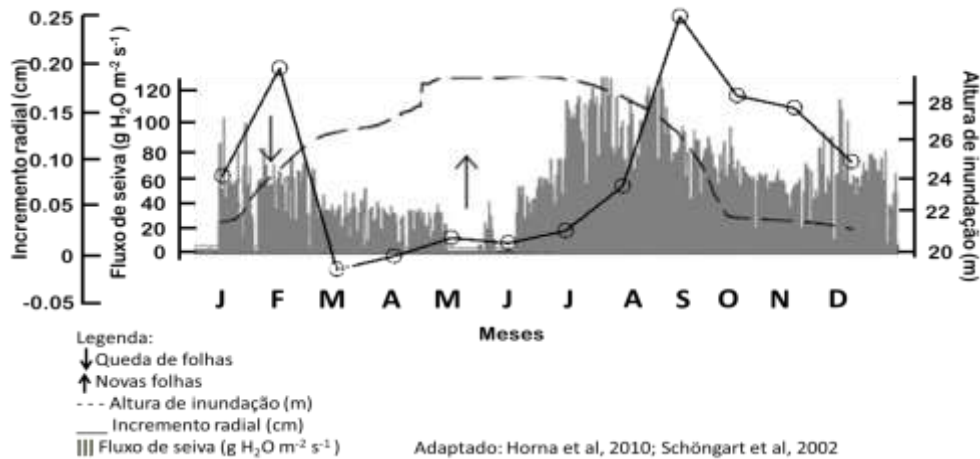


Figura 2: Gráfico do fluxo de seiva ($\text{g H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e incremento radial mensal da espécie *Hydrochorea corymbosa* (Fabaceae) em relação ao nível de inundação do rio (m).

3.3 Coleta das amostras e processamento das amostras

Foram coletadas em janeiro de 2019 amostras de madeira de 30 indivíduos de *H. corymbosa* com trados de incremento mecanizado, de 12 mm de diâmetro interno totalizando 62 amostras. Duas ou mais amostras foram retiradas em dois sentidos paralelos da árvore em uma altura média de 0,95 m acima do solo. As árvores foram escolhidas segundo a sanidade externa do tronco, com diâmetro à altura do peito variando de 22,9 a 37,0 cm. A localização geográfica de cada árvore foi obtida por meio de GPS Garmin GPSMap. Foram coletados dados de DAP e altura da última inundação evidenciada por marcas nos troncos das árvores, variando entre 4 e 6 m, por meio de um hipsômetro digital Haglof Vertex VL5, tendo sido anotadas 3 alturas e feita a média entre elas para redução do erro.

As amostras foram fixadas com cola PVA em suporte de madeira com a face transversal voltada para cima e com o auxílio de fitas adesivas, para propiciar uma boa secagem a temperatura ambiente, sendo também identificadas com um código para garantir a identificação de cada amostra coletada. Em seguida foram transportadas até o Laboratório de Dendroecologia do grupo de pesquisas MAUA (Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas) do INPA, onde foram acondicionadas na xiloteca local. Depois de secas ao ar as amostras foram

preparadas com uma lixadeira orbital utilizando lixas para madeira de diferentes granulometrias, de 40 a 1200 (granulometria) até que fosse possível ver seus anéis de crescimento (Schöngart et al. 2004). Com auxílio de lupa (Leica MS5) foi feita a descrição macroscópica do lenho segundo Botosso (2011), para marcação dos anéis de crescimento.

3.4 Análises dendrocronológicas

A contagem e aferição da largura dos anéis, no sentido medula a casca, foi realizada com o auxílio de uma mesa digital de mensuração (LINTAB 5, Rinntech, Alemanha), com precisão de 0,01 mm. As medições foram simultaneamente armazenadas no software TSAP-Win (*Time Series Analyses and Presentation*, Rinntech, Alemanha), onde foram produzidas as séries temporais individuais de incremento radial de cada amostra. Foi realizada uma interdatação visual, que consiste da datação visual das séries temporais a partir de trechos coincidentes (Schöngart et al. 2005, Assahira et al. 2017).

Para realização das estatísticas atreladas ao estudo da dendrocronologia foi utilizado o software estatístico R juntamente com o pacote dplR (Bunn 2008). Primeiro foi retirada a tendência ontogênica das amostras pelo modelo exponencial de distribuição (“ModNegExp”), que forneceu melhor resultado gráfico, com uma janela de correlação de 30 anos. Com isso, foram realizadas as análises de intercorrelação entre as séries, a média das correlações entre árvores (R_{bar}) e a expressão de sinal comum entre a população (EPS) (Wigley et al. 1984).

3.5 Análise microscópica dos tecidos anatômicos

Foram escolhidas cinco amostras sem repetição de indivíduos dentre as utilizadas na cronologia para fazer os cortes histológicos e medição de caracteres quantitativos referentes à arquitetura hidráulica e segurança hidráulica. Estas amostras são mais jovens que a cronologia abrangendo o período de 1992-2019. Os critérios de escolha das amostras foram a qualidade estrutural do material, boa sanidade, nenhuma quebra ou nenhuma tortuosidade. As amostras foram então levadas para o Laboratório de Anatomia e Identificação de Madeiras (ESALQ-USP, Piracicaba-SP) para confecção das lâminas semi-permanentes; inicialmente o material foi cozido em copo de Becker com solução de água e glicerina, sendo a proporção de 1 parte de glicerina para 4 partes de água; após 3 horas de cozimento as amostras foram fixadas em um

micrótomo de deslize da marca WSL (Core-Microtome), próprio para cortes de todo o core, onde duas lâminas por amostra foram obtidas. As lâminas foram clarificadas com solução de hipoclorito de sódio 20% por 1-2 minutos cada, lavadas com água e receberam coloração de solução dos corantes safranina e azul de astra, sendo depois fechadas com glicerina e duas lâminas de vidro (Pérez-de-lis et al. 2018).

De cada lâmina foram obtidas fotos digitais com auxílio do microscópio Axio Scope.A1 da Zeiss, câmera AxioCam MRC também da marca Zeiss, zoom 4 X, no software Zeiss Axiovision 4.9.1. A escala foi feita em micrômetros. As fotos foram tiradas quadro a quadro tendo sido unidas no próprio software. As fotos com suas respectivas escalas foram levadas ao software Image J para medição das características quantitativas do lenho transversal da madeira (Pulido-Rodríguez et al. 2020), sendo elas: tamanho e área dos anéis de crescimento, quantidade de vasos por anel, área dos vasos por anel e quantidade de células de parênquima axial paratraqueal por anel. Foi realizada a descrição microscópica do lenho transversal segundo IAWA (Wheeler et al. 1989). Depois, os vasos do xilema foram manualmente vetorizados com auxílio do software de manipulação de imagens GIMP. Os vasos vetorizados foram recortados, medidos e contados de forma automática novamente no software Image J. Da mesma forma foi feita a análise do parênquima paratraqueal e da área do anel de crescimento. Foi possível determinar os diâmetros dos vasos (mm), frequência dos vasos/cm² e quantidade de parênquima paratraqueal. A média dessas variáveis foi calculada para cada anel de crescimento.

3.6 Estimativa da área de xilema ativo

Foi possível estimar a área de xilema ativo anual para todos os indivíduos da cronologia aplicando a equação desenvolvida por Horna et al. (2010) para a mesma espécie e região. A equação foi construída com 18 indivíduos da espécie *H. corymbosa*, com DAP variando de 10 a 40 cm e apresentou correlação significativa com o raio do tronco ($R^2= 0.81$). O modelo de regressão linear para estimar a área de xilema ativo é apresentado a seguir, pela equação (1).

A partir do diâmetro a altura do peito (DAP) medido em campo e das séries temporais da largura dos anéis de crescimento das árvores, foi possível reconstruir o crescimento em diâmetro ao longo da vida de cada indivíduo. Para isso o DAP foi reduzido pela taxa anual de incremento diamétrico, ano por ano, o que permitiu estimar o raio do tronco (metade do DAP)

para cada ano, variável independente da equação de Horna et al. (2010) para estimar a área do xilema ativo (XA):

$$XA = 0.143 * (DAP/2)^{1.1352}(1)$$

Para estabelecer o número de anéis que abrangem a área de xilema ativo os incrementos radiais por ano (largura do anel de crescimento) foram transformados em taxas de incremento em área basal. As áreas de incremento anual foram somadas com as anteriores até atingir o valor de área de xilema daquele ano. Alguns anéis tiveram participação apenas parcial no fluxo de seiva. Isso permitiu a estimativa do número de anéis de crescimento que participam na área do xilema ativo a cada ano, que variou ao longo da vida da árvore. Nos anos iniciais de vida das árvores a equação não obteve bom ajuste, dessa forma esses anos foram excluídos. Para o cálculo do intervalo de confiança de anéis ativos foi utilizada a distribuição t, para um número de amostras a partir de sete, com 95% de confiança.

Para os cinco indivíduos analisados microscopicamente foi possível estimar as áreas de vasos anuais e ativos e as áreas de vasos perdidos por ano ao longo de um período de 28 anos (1992-2019). Para calcular a área de vasos ativos, ano por ano, as áreas de vasos medidas (cm²) foram multiplicadas pelo incremento daquele ano, as áreas dos anéis ativos foram somadas. Assim como a área de vasos perdida foi obtida dos anéis que deixaram de estar ativos no ano. Os anéis que não participam integralmente no xilema ativo foram considerados pelo percentual da sua participação no xilema ativo.

3.7 Cálculo do índice de vulnerabilidade

Através dos dados anatômicos obtidos pelo Image J, foi possível calcular os dados de frequência de vasos/mm² e diâmetro dos vasos (mm), ambos necessários a obtenção do índice de vulnerabilidade hidráulica da árvore (Carlquist 1977), cuja fórmula é apresentada pela equação (2), a seguir:

$$IV = \frac{VD}{VF} \quad (2)$$

(VD- diâmetro do vaso; VF- frequência do vaso);

3.8 Dados climáticos e hidrológicos

Na busca de encontrar quais fatores hidro-climáticos que influenciam no crescimento diamétrico anual foram realizadas correlações de Pearson entre a cronologia ajustada e variáveis climáticas e hidrológicas, assim como as correlações com as anomalias de temperaturas superficiais do Oceano Atlântico.

Os dados climáticos como precipitação mensal, temperatura mínima, máxima e média mensais foram obtidos do Banco de Dados Meteorológicos do INMET (<https://bdmep.inmet.gov.br/#>), da estação meteorológica localizada em Manaus nas coordenadas (-60.01O, -3.1S) em uma altitude de 48.79 m, distando do Lago Catalão cerca de 15 km.

Os dados de evapotranspiração foram estimados a partir da equação (3) de Thornthwaite (1948), onde a evapotranspiração potencial (cm) está em função da temperatura média do ar, segundo a seguinte fórmula:

$$EVP = 1,6 \left(\frac{10 * TM}{I} \right)^a \quad (3)$$

Onde,

EVP- Evapotranspiração potencial mensal / cm/ mês

TM- Temperatura média mensal (C)

a- I-índice de calor anual (somatório dos índices mensais (i) (Eq. 4)) Parâmetro calculado pela Eq. (5)

$$i = \left(\frac{TM}{5} \right)^{1,514} \quad (4)$$

$$a = 6,75 * 10^7 * I^3 - 7,71 * 10^{-5} * I^2 + 1,79 * 10^{-2} * I + 0.49 \quad (5)$$

Para caracterizar o regime hidrológico que influencia o crescimento arbóreo da *Hydrochorea corymbosa* no Lago Catalão foram utilizados os dados do nível diário da água do Porto de Manaus da plataforma Hidroweb da Agência Nacional de Água – ANA

(<http://www.snirh.gov.br/hidroweb/serieshistoricas>). As variáveis hidrológicas foram calculadas segundo a topografia de cada uma das cinco árvores com lâminas histológicas e para a média topográfica das 18 árvores inclusas na cronologia. Dessa forma, foram feitos cálculos para amplitude anual do rio (m), a topografia da árvore (m), altura de inundação máxima/ano (m), profundidade do lençol freático (m) e duração das fases terrestre e aquática (dias). Os cálculos de amplitude do rio (m) foram realizados reduzindo o valor de cota mínima do rio pelo valor máximo de cada ano; a topografia da árvore (m) foi estabelecida utilizando a altura da marca da última inundação medida árvore no momento da coleta reduzindo da cota máxima do rio na última inundação; a altura de inundação máxima/ano (m) foi calculada reduzindo a altura de elevação da árvore pela cota máxima de cada ano; para a profundidade do lençol freático (m) foi subtraída a elevação da árvore do valor mínimo de cota do rio; para a fase aquática (dias) foram somados todos os dias em que o nível do rio superou a elevação da árvore por ano; a fase terrestre (dias) foi calculada somando o número de dias que o nível do rio ficou abaixo da elevação da árvore por ano.

Para caracterizar a influência do oceano Atlântico tropical no clima, hidrologia e crescimento arbóreo da *H. corymbosa*, foram obtidos dados mensais de anomalias de temperatura superficiais dos mar (TSM) do Modo Meridional do Atlântico tropical (AMM, <https://psl.noaa.gov/data/timeseries/monthly/AMM/index.html>) e do Atlântico Tropical Norte e Sul (ATN, www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/sstoi.indices), disponíveis no *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA). Os mapas de correlação com a TSM e com a precipitação de toda a bacia foi realizado no site do KNMI Climate Explorer (<https://climexp.knmi.nl/start.cgi>).

3.9 Análise estatística

A cronologia suavizada pela média e a área de xilema ativo anual média dos 18 indivíduos foi correlacionada (correlação de Pearson e $p \leq 0,05$) com as variáveis climáticas anuais: precipitação anual (julho-junho) (mm), média da temperatura máxima (°C), média da temperatura mínima (°C), evapotranspiração (mm). As variáveis das anomalias de temperaturas superficiais do mar (TSM) do Oceano atlântico utilizadas foram: Anomalias do Atlântico Norte (NATL); Anomalias do Atlântico Sul (SATL) e Modo Meridional do Atlântico (AMM). As variáveis hidrológicas correlacionadas com a cronologia foram a duração da fase terrestre

(dias), duração da fase aquática (dias), profundidade do lençol freático (m) e altura de inundação (m). O período considerado para correlacionar com as variáveis climáticas foi de julho do ano anterior a julho do ano posterior (ano hidrológico), conforme o comportamento do incremento interanual apresentado por Schöngart et al. (2002). Com as variáveis climáticas e das temperaturas superficiais foi possível realizar uma análise mensal para reconhecer a influência de cada variável nos meses do ano.

A média dos parâmetros anatômicos diâmetro de vaso, frequência de vasos e quantidade de parênquima anual para os 5 indivíduos foi correlacionada com as variáveis climáticas e de anomalias dos oceanos anuais e mensais. Porém, para correlacionar com as variáveis hidrológicas foi realizada uma correlação com a variação de cada árvore individual, devido as grandes diferenças das elevações topográficas em que estas árvores crescem. A média anual das áreas de vasos ativos e área de vasos perdidos foram correlacionados com dados climáticos e hidrológicos, assim como foi aplicado para a cronologia e a área de xilema ativo. Com os dados médios das áreas de vasos ativos foi possível construir mapas de correlação com NATL e precipitação da bacia amazônica.

4 Resultados

4.1 Descrição macro e microscópica do lenho transversal de *Hydrochorea corymbosa*

O lenho de *H. corymbosa* apresenta coloração amarelada, com textura grossa, não possuindo cheiro característico. Seu parênquima axial paratraqueal aliforme é distinto a olho nu e microscopicamente é possível reconhecer seu aspecto losângular formando pequenas confluências. O parênquima radial é distinto apenas sob lente de aumento. Seus elementos de vaso, também distintos a olho nu, apresentam porosidade difusa uniforme, porém sua composição é visível apenas sob lente apresentando tanto vasos solitários e menos frequente de 2-4 formando radiais múltiplos. As bordas dos anéis de crescimento são aparentes por diferença de densidade, que microscopicamente fica expressa pela diferença na largura das paredes das fibras (Figura 3). No início do período de crescimento as paredes são mais finas e ao final se tornam mais espessas. Na mensuração dos tecidos anatômicos foi possível reconhecer que o diâmetro dos vasos da *H. corymbosa* variou de 0.02 a 0.17 mm com a média de 0.07 ± 0.04 mm. A frequência dos vasos variou de 0.77 a 29.41 vasos/mm² com a média de 6.98 ± 6.62

vasos/mm². A quantidade de células de parênquima variou de 1.52 a 3982.13/mm² com a média de 836.45±1091.67/mm².

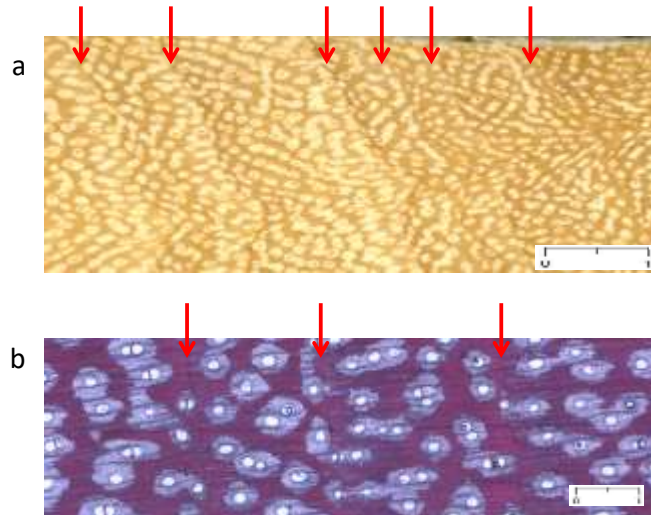


Figura 3: **a-** Foto macroscópica da espécie *Hydrochorea corymbosa* CH1, vista do corte transversal. Vasos com parênquima axial paratraqueal e anéis de crescimento por diferença de densidade (setas vermelhas) (escala em mm); **b-** Foto da microanatomia de *Hydrochorea corymbosa* (lente de aumento 4x) amostra CH13 (setas vermelhas indicam os anéis de crescimento) (escala em micrômetros).

4.2 Ajuste do crescimento diamétrico com as variáveis hidrológicas e climáticas

A cronologia foi construída com 18 árvores e 24 cores, abrangendo o período de 1978 a 2019 (41 anos) (Figura 4) com a intercorrelação entre séries de 0.38, R-bar de 0.35 e EPS de 0.90. Porém, para as correlações com as variáveis hidro-climáticas foi considerado o período de 1983-2019 (36 anos) por possuir mais de um indivíduo. O incremento diamétrico anual não se correlacionou com as variáveis climáticas nem hidrológicas. A cronologia se correlacionou com a AMM durante a fase terrestre e a NATL em novembro (Figura 5).

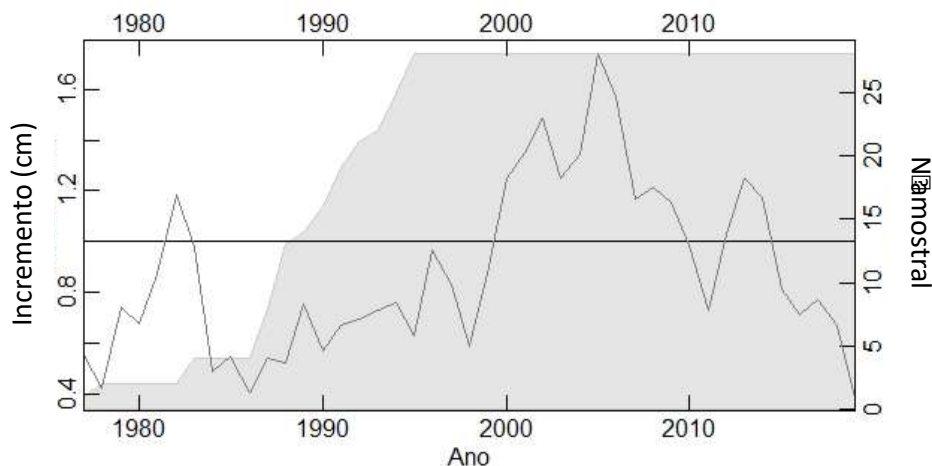


Figura 4: Cronologia da espécie *Hydrochorea corymbosa* construída com 18 árvores, 24 cores e 41 anos com intercorrelação entre séries de 0.38, R-bar de 0.35 e EPS de 0.90.

A área do xilema ativo anual foi calculada para as 18 árvores da cronologia no período de 1992 a 2019 (28 anos). Não tendo havido um bom ajuste da equação de Horna et al. (2010) para os primeiros anos de vida das árvores (5- 10 anos), estes não foram calculados. Dessa forma, o número de amostras aumenta gradativamente com o decorrer dos anos, reduzindo assim a incerteza do intervalo de confiança, até atingir o valor máximo e fixo de 18 amostras em 2002. A média estimada de xilema ativo foi de $155.81 \pm 27.31 \text{ cm}^2$ e variou de 122.15 a 210.59 cm^2 . Há uma variação no número de anéis ativos por ano ao longo da vida das árvores (Figura 6). Esse número variou de 1 a 13 anos, com a média de 4.8 ± 2.1 , tendo sido 4 anéis/ano o mais frequente.

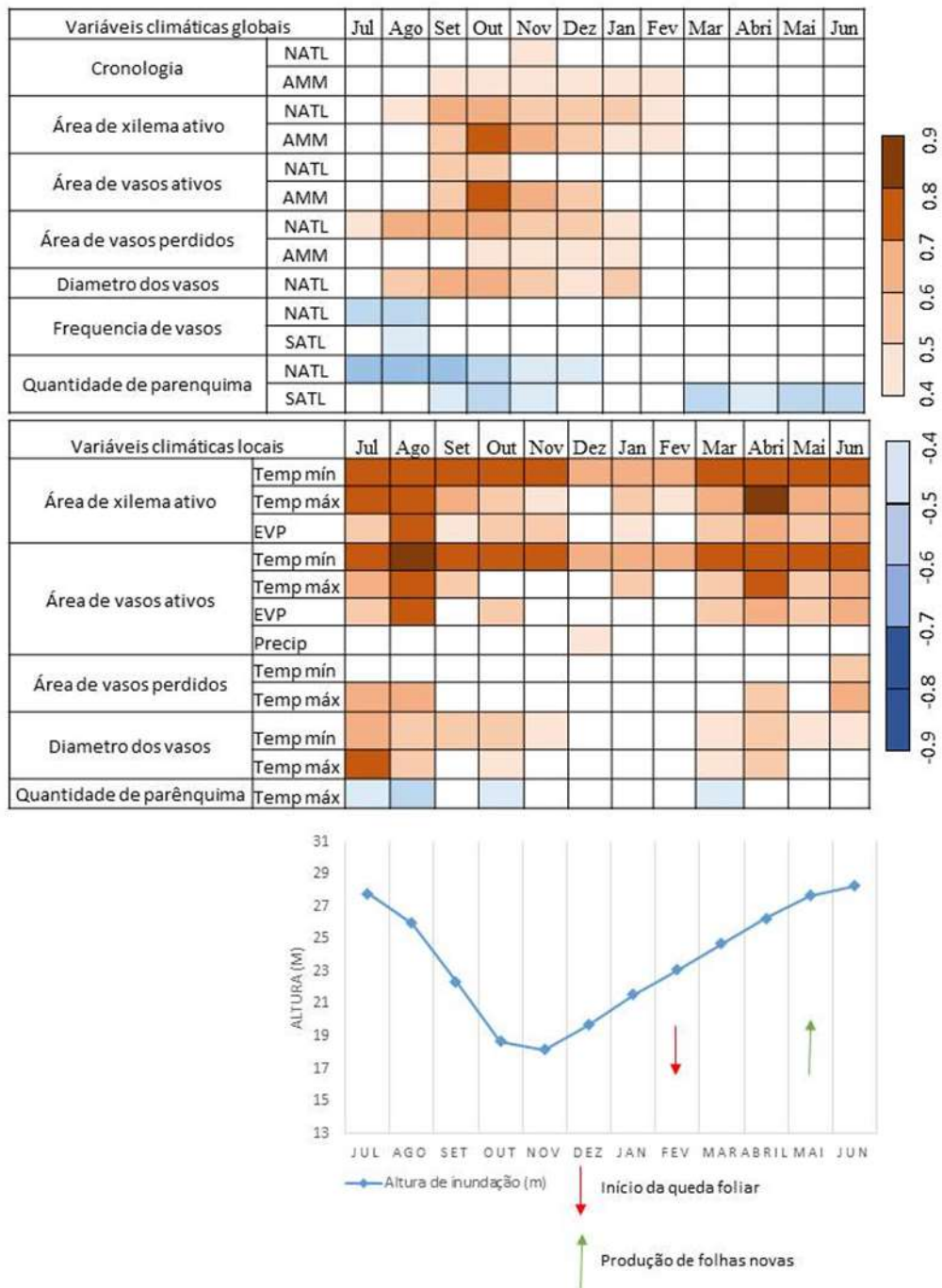


Figura 5: Matriz de correlação ($p < 0.05$) por gradiente de cor sendo tons de azul indicam correlações negativas e tons de laranja correlações positivas, variando de 0.4-0.9, das variáveis globais e locais com os parâmetros do lenho de *Hydrochorea corymbosa*. Abaixo o gráfico da média do nível do Rio Negro por mês de acordo com o período de crescimento da espécie (julho-junho).

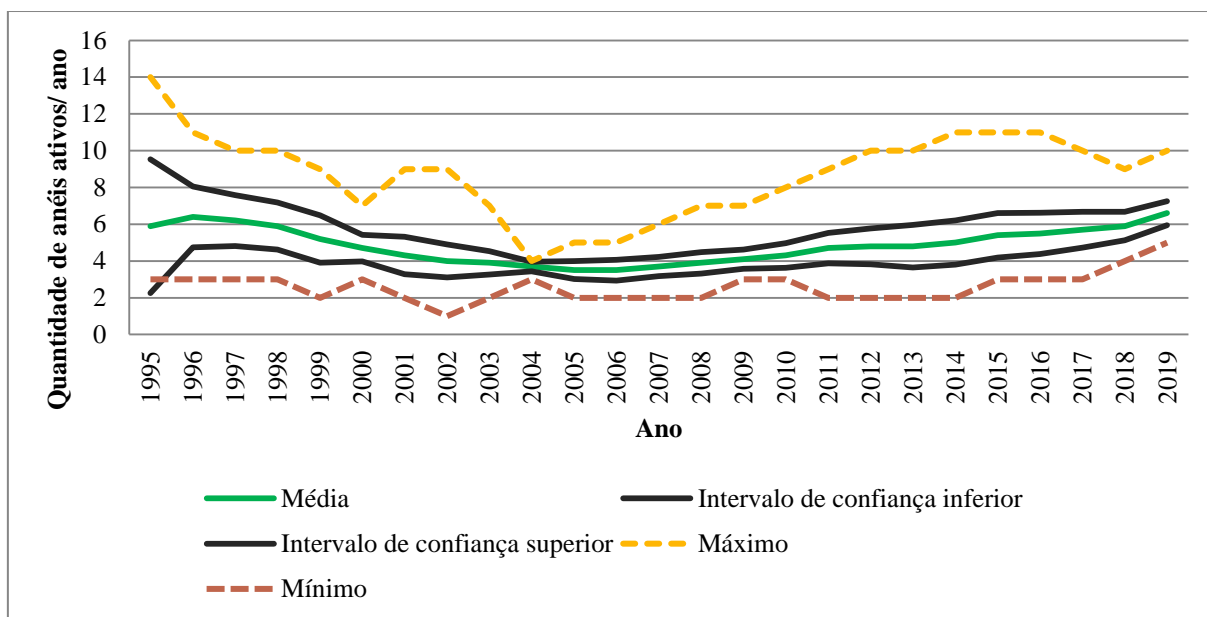


Figura 6: Quantidade de anéis ativos por ano em árvores de *Hydrochorea corymbosa* na várzea da Amazônia Central no período de 24 anos (1995-2019), intervalo de confiança $p < 0.05$.

A área de xilema ativo anual apresentou correlação com variáveis hidroclimáticas. As temperaturas mínima, máxima e evapotranspiração mensal se correlacionam com as áreas de xilema ativo, de vasos ativos e de vasos perdidos, principalmente durante a fase aquática (Figura 5). A área de xilema ativo e área de vasos ativos se mostrou correlacionada com a temperatura mínima o ano todo. Com a temperatura máxima e evapotranspiração as correlações foram mais fortes durante a fase aquática e início da fase terrestre. Porém, a área de vasos perdidos se correlacionou com a temperatura máxima durante a fase aquática. O NATL influenciou as áreas de xilema ativo, vasos ativos e vasos perdidos durante a fase terrestre (Figura 5). É possível observar a influência do NATL na área de vasos ativos principalmente nos meses de setembro e outubro no mapa de correlação (Figura 7). A altura de inundação foi a única variável hidrológica que apresentou correlação positiva com a área de xilema ativo (0,44), e a área de vasos ativos (0,40).

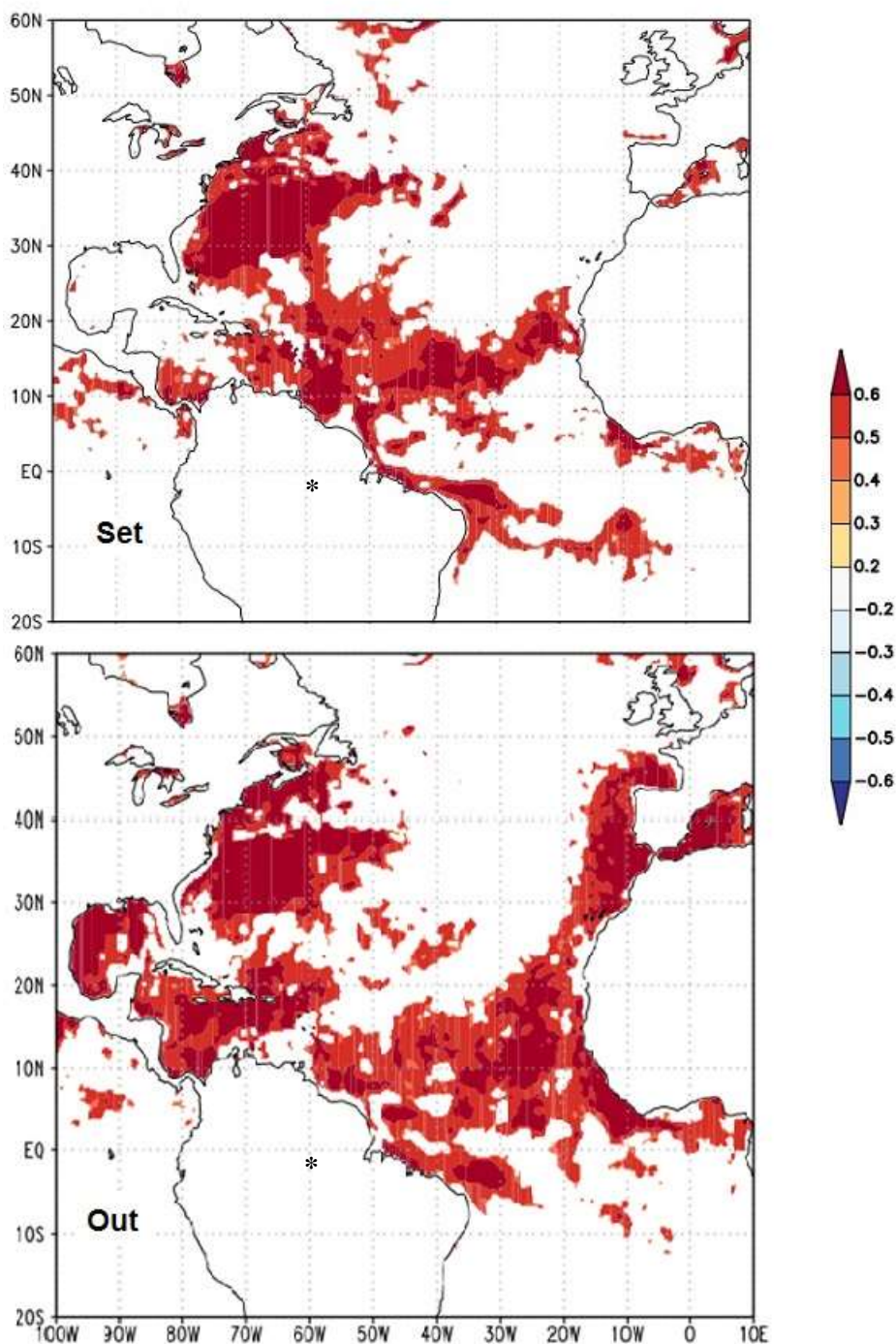


Figura 7: Correlações espaciais ($p < 0,05$) para o período 1991-2018 entre a área de vasos ativos (cm²) de *Hydrochorea corymbosa* da Amazônia Central (asterisco) e as anomalias de temperatura superficiais do Oceano Atlântico norte (NATL), sendo que o mapa superior apresenta os dados de setembro e o inferior do mês de outubro.

Os tecidos anatômicos dos anéis anuais se ajustaram com as variações climáticas, hidrológicas, anomalias NATL e SATL de 1990 a 2019. As temperaturas máximas e mínimas

se correlacionam positivamente com o diâmetro dos vasos principalmente durante a fase aquática e início da fase terrestre. A duração da fase terrestre apresentou correlações fracas com os parâmetros anatômicos. Sendo positiva com o diâmetro dos vasos e negativa com a frequência dos vasos e a quantidade de parênquima. A altura de inundação apresentou correlações negativas com diâmetro dos vasos e positivas com a frequência dos vasos e a quantidade de parênquima (Figura 6). A anomalia NATL se correlacionou positivamente com o diâmetro dos vasos e negativamente com a frequência dos vasos e a quantidade de parênquima (Figura 8). A anomalia SATL se correlacionou negativamente com a quantidade de parênquima e a frequência dos vasos. O índice de vulnerabilidade de cada anel de crescimento variou de 0.001 a 0.22, com uma média de 0.03.

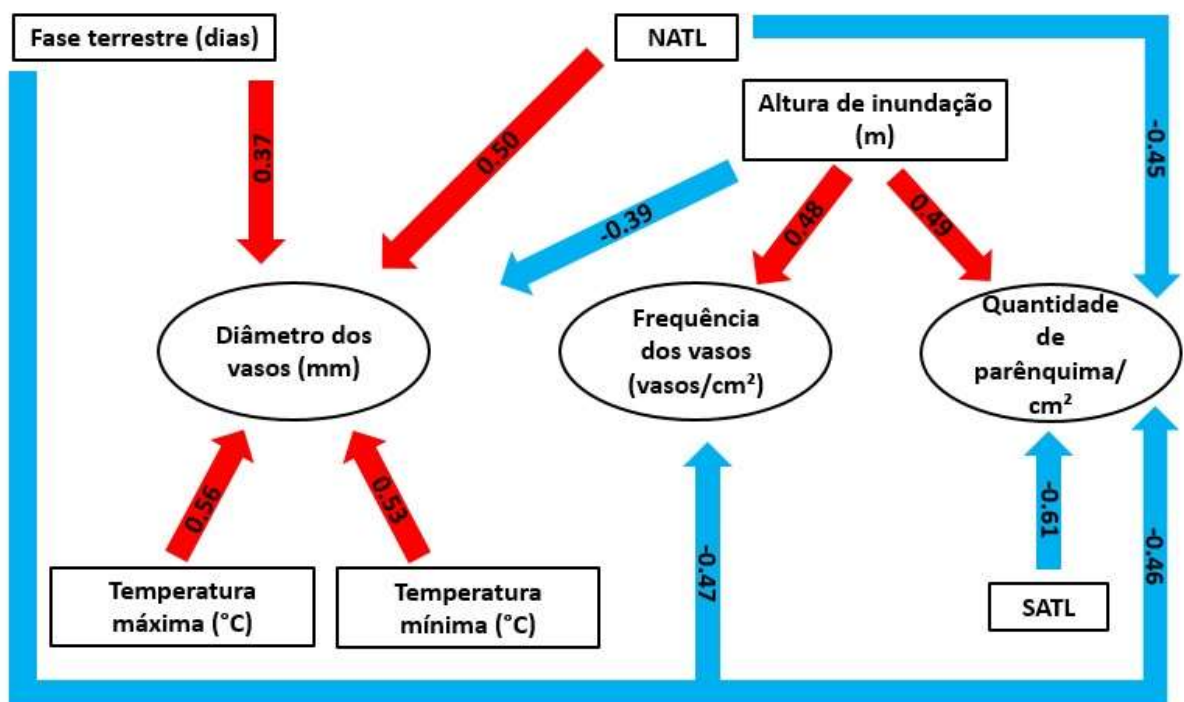


Figura 8: Correlações entre as variáveis hidro-climáticas e os tecidos anatômicos diâmetro de vasos (mm), frequência de vasos/cm² e quantidade de parênquima/cm² da espécie *Hydrochorea corymbosa*, sendo as setas azuis correlações negativas e vermelhas correlações positivas ambas com $p \leq 0.05$.

5 Discussão

A anatomia da madeira de *H. corymbosa* corroborou com dados já encontrados para a espécie e para a sub-família Mimosoidae, excetuando-se apenas a confluência do parênquima que neste trabalho foi frequente e em Ganson et al. (2006) foi de raro a ocasional. Outra característica que merece destaque é a presença de cristais de oxalato de cálcio no parênquima axial paratraqueal encontrado pelos mesmos autores ao observarem a face longitudinal do lenho. O cálcio está associado ao metabolismo das plantas sendo necessário para atividade estomática e composição proteica, seu armazenamento na forma de cristais se dá provavelmente nesta espécie para que o cálcio não cause toxicidade na planta podendo ser armazenado por um período mais longo de tempo e com a necessidade possa ser solubilizado por hidrólise, ficando assim disponível para a planta. Essa característica pode estar associada a brotação de folhas novas durante o pico da cheia, bem como amido do parênquima. A grande quantidade de tecido de reserva no lenho provavelmente está associada a capacidade da espécie de emitir folhas novas durante o pico da cheia. Porém a deficiência de oxigênio nas raízes pode causar uma desaceleração da atuação das enzimas ATPases no parênquima (Greenway & Colmer 2010). Enquanto a perda das folhas ocorre quando as raízes com déficit de oxigênio mandam um sinal químico com o hormônio ABA (ácido abscísico) para folhas causando o fechamento de seus estômatos (Else et al. 1995).

Apesar da distribuição de vasos difuso porosa não ser a mais segura hidraulicamente, apresentando fluxo de seiva menos estável, essa distribuição é mais eficiente na condução da seiva (Hölscher et al. 2005). É necessária para o crescimento de folhas novas ainda no período de cheia, foi observado que árvores com distribuição dos vasos porosa tendem a atrasar o nascimento de folhas novas, devido sua menor capacidade hidráulica. A anatomia porosa possui maior segurança hidráulica, por apresentar vasos de tamanho bastante reduzido durante o período de estresse hídrico. Porém, as árvores difuso-porosas possuem outras formas de se proteger contra embolia, tendo sido evidenciado para árvores de clima temperado com essa característica uma maior densidade do lenho, que também confere maior resistência mecânica contra a cavitação (Meinzer 2003, Gebauer et al. 2008) Também, algumas espécies difuso-porosas de clima temperado possuem a capacidade de

recuperar vasos estreitos embolizados (desde que não irreversíveis), essa capacidade não se aplica aos vasos grandes do lenho primaveril dos anéis porosos (Hacke & Sauter, 1996).

Segundo Zimmerman (1983) vasos múltiplos são menos vulneráveis a embolia por possuírem uma via alternativa para o fluxo de seiva, porém em casos de secas severas é possível que embolize os dois vasos, sendo menor perda o vaso solitário (Cosme et al. 2017) no caso da *H. corymbosa* possui os dois tipos o que pode equilibrar a perda de vasos em caso de embolia.

A espécie *Hydrochorea corymbosa* apresentou anéis anuais distintos macroscopicamente, que foram corroborados pelos parâmetros da cronologia, de forma similar ao já encontrado em outros estudos realizados em florestas tropicais (Buras 2017, Granato-Souza et al. 2019, Macedo et al. 2020). Os anéis anuais permitiram reconhecer a área de xilema ativo, área de vasos ativos, área de vasos perdidos e quantificar os parâmetros anatômicos para cada anel anual diâmetro dos vasos, frequência dos vasos e quantidade de parênquima.

O incremento diamétrico anual da *H. corymbosa* não se correlacionou com as variáveis climáticas locais nem hidrológicas. Este resultado corrobora com o estudo de Schöngart et al. (2002), onde os autores monitoraram durante 26 meses as taxas médias mensais de incremento em diâmetro de 3 indivíduos da *H. corymbosa* e encontraram uma correlação fraca e negativa com o nível da água e nenhuma correlação com a precipitação. No entanto neste estudo, os parâmetros de xilema ativo e dos tecidos anatômicos se ajustam anualmente com as variáveis climáticas locais temperatura mínima e máxima do ar e evapotranspiração. Alguns dos parâmetros do lenho como área de xilema ativo, frequência dos vasos e quantidade de parênquima responderam aos fatores hidrológicos altura da inundação e duração da fase terrestre, com fracas correlações. Estes resultados demonstram a plasticidade de *H. corymbosa* em regular a estrutura hidráulica tanto no xilema ativo como nos tecidos anatômicos anuais de acordo com as variáveis climáticas.

A cronologia, as variáveis do xilema ativo e os parâmetros anatômicos do lenho respondem às anomalias das temperaturas do Oceano atlântico como a AMM, NATL e SATL, principalmente durante a fase terrestre. Este período coincide com o período do regime de águas baixas (seca hidrológica) e corrobora com o estudo de Barichivich et al.

(2018) que observaram fortes correlações negativas entre os índices mensais do AMM com o nível mínimo da água do Rio Negro. A variabilidade interanual do sistema tropical oceano-atmosfera acoplado à região equatorial entre 10°S -5°N do Atlântico é significativamente influenciada pelo AMM (CHIANG & VIMONT, 2004). Que envolve flutuações interanuais e decadais do gradiente TSM inter-hemisférico no Atlântico tropical, que impulsiona o fluxo da camada limite equatorial em direção ao hemisfério Norte anormalmente quente (Nobre & Shukla 1996; Chang et al. 1997). Esta flutuação do gradiente TSM meridional muda a posição da Zona de Convergência Intertropical (ITCZ), que modula fortemente o regime pluviométrico e ciclo hidrológico da Amazônia (Figura 6).

Ao não obter correlações dos parâmetros do lenho com os dados de precipitação do INMET, coletados no Porto de Manaus, mas obter correlação com as anomalias que influenciam a precipitação da bacia podemos questionar se os dados de precipitação estão representando o regime hídrico do Lago Catalão. Ribeiro & Adis (1984) no período de outubro de 1981 a setembro de 1982 compararam a precipitação total na região ao redor de Manaus em diferentes pontos. Estes observaram que a precipitação na várzea da Ilha da Marchantaria (03°15'S/59°56'O), perto do local deste estudo, correspondia à apenas 45% da precipitação medida na terra firme (Reserva Florestal Adolpho Ducke; 02°55'S/59°56'O), apesar da distância apenas de cerca 30 km em linha reta.

O estudo com a área de xilema ativo da *H. corymbosa* permitiu reconhecer que vasos produzidos em vários anos permanecem ativos ao longo do tempo, resultado também encontrado em outros estudos analisando o xilema ativo. Meinzer et al. (2001) evidenciaram que espécies com anéis de crescimento difuso-porosos podem atingir profundidade entre 11-22 cm de xilema ativo. Porém, esses anéis não contribuem de forma homogênea com o fluxo de seiva, havendo uma diminuição do fluxo dos anéis mais recentes para os mais antigos (casca – medula) (Hölscher et al. 2005, Galván et al. 2012). Assim, a produção anual de novos vasos cumpre um papel essencial na regulação da área de xilema ativo.

A temperatura mínima se correlacionou positivamente em todos os meses do ano. Ocorrendo geralmente no período noturno, momento em que as árvores estão reequilibrando o potencial hídrico interno com o potencial hídrico do solo. O aumento das temperaturas exige da planta uma maior demanda de transpiração na área foliar, e essa transpiração é a principal força para o transporte de água pelo xilema (Fonti et al. 2009). A

transpiração é uma consequência da fotossíntese para manter a condutância estomática regulando a razão entre captação de carbono e perda de água foliar (Mcdowell et al. 2008). Além da regulação estomática, a transpiração permite o esfriamento da folha, sem o qual as folhas podem atingir níveis letais de temperatura (Lambers & Oliveira 2019).

A temperatura mínima, temperatura máxima e evapotranspiração se correlacionam com a área de xilema ativo e a área de vasos ativos ao longo do ano, porém concomitantemente estão mais fortes durante a fase aquática. Período esse que a planta passa por um processo de anoxia em suas raízes (Parolin et al. 2004) que dificulta a absorção de água pelas plantas. Porém, após a troca foliar, essa espécie realiza um pico do fluxo de seiva entre julho e agosto (Figura 2), ainda durante a fase aquática, demonstrando alta capacidade em absorver água sob condições anóxicas (Horna et al. 2010). A altura de inundação foi a variável hidrológica que apresentou correlação positiva com a área de xilema ativo e de vasos ativos. No entanto, a área de xilema ativo aumenta tanto na fase aquática quanto na fase terrestre. A regulação da área do xilema ativo, é regida por uma relação entre a área seccional do alburno onde parte é xilema ativo (A_s), e a área foliar (A_f) suportada por esse xilema. Espécies que sofrem maior estresse hídrico tendem a apresentar menor diâmetro dos vasos e necessitar de maior área de xilema ativo para manter a capacidade de transporte necessária para abastecer a copa (Lambers & Oliveira, 2019). Este comportamento justifica o aumento de área de xilema ativo durante a fase aquática, mesmo não sendo um caso de estresse hídrico por seca, e sim de restrição na captação da água. No entanto, fatores que aceleram a velocidade de crescimento também aumentam a razão A_f/A_s , porque aumentam o diâmetro dos vasos (Lambers & Oliveira, 2019), o que pode explicar o aumento da área de xilema ativo também na fase terrestre.

As correlações das estruturas anatômicas dos anéis foram mais sutis que as observadas no ajuste do xilema ativo. Mesmo mais fracas, estas correlações permitem reconhecer um padrão no ajuste dos tecidos dos anéis de crescimento. Vasos de calibre menor são mais seguros para evitar a embolia, porém menos eficientes no transporte da água. O aumento da frequência de vasos permite uma maior área de vasos de diâmetros reduzidos (Chave et al. 2009), trazendo segurança hidráulica. A quantidade de parênquima constitui uma estrutura de proteção para os vasos e auxilia tanto mecanicamente protegendo de embolia (Braun 1970), quanto quimicamente no gradiente osmótico (Klein et al. 2018). Nesse sentido, as

vegetações xeromórficas, que sofrem com déficit hídrico, mostram menores calibres e frequência dos vasos em comparação a vegetações que não sofrem períodos de déficit hídrico (Carlquist 1977). No presente estudo, um aumento no período de inundação causou o mesmo efeito na anatomia do lenho que o déficit de água causa em ambientes secos. Este resultado corrobora com Worbes (1997), que sugere que plantas submetidas a anoxia ou hipoxia durante a inundação respondem anatomicamente de forma semelhante as plantas sob estresse hídrico. Waldhoff; Furch; Junk (2002) também encontraram que folhas submergidas de *Symmeria paniculata* apresentavam características anatômicas semelhantes a folhas de plantas sob déficit hídrico. O reconhecimento da plasticidade da *H. corymbosa* na regulação anual dos tecidos anatômicos do lenho é uma informação inédita para as espécies de áreas alagáveis da Amazônia Central. Sendo importante a continuação deste trabalho com outras espécies, o que auxiliará no conhecimento da dinâmica da floresta.

6 Conclusão

A espécie *Hydrochorea corymbosa* é uma espécie plástica que ajusta o crescimento diamétrico e a regulação hidráulica anual em resposta a variáveis climáticas globais, locais e hidrologia. O incremento diamétrico teve correlação com as anomalias de temperaturas do mar (TSMs) do oceano atlântico (NATL e AMM). A regulação da área do xilema ativo anual correlacionou com as temperaturas do ar, evapotranspiração, AMM, NATL e altura de inundação. Além disso, a espécie ajusta a anatomia dos tecidos com as variáveis climáticas e hidrológicas. Os anéis são mais conservativos quanto maior a fase aquática e mais aquisitivos quanto maior a fase terrestre. O presente trabalho contribui no entendimento da vulnerabilidade hidráulica do lenho da espécie *Hydrochorea corymbosa* em florestas alagáveis na Amazônia Central. Ainda, apresenta resultados inéditos de regulação hidráulica e plasticidade fenotípica para estudos ecofisiológicos de espécies de áreas alagáveis amazônicas.

Referências bibliográficas

- Aragão, L.E.O.C.; Anderson, L.O.; Fonseca, M.G.; Rosan, T.M.; Vedovato, L.B.; Wagner, F.H.; et al. 2018. 21st Century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. *Nature Communications* 9: 1–12.
- Assahira, C.; Resende, A.F. de; Trumbore, S.E.; Wittmann, F.; Cintra, B.B.L.; Batista, E.S. 2017. Tree mortality of a flood-adapted species in response of hydrographic changes caused by an Amazonian river dam. *Forest Ecology and Management* 396: 113–123.
- Barichivich, J.; Gloor, E.; Peylin, P.; Brienen, R.J.W.; Schöngart, J.; Espinoza, J.C.; et al. 2018. Recent intensification of Amazon flooding extremes driven by strengthened Walker circulation. *Science Advances* 4.
- Botosso, P.C. 2011. Identificação Macroscópica de Madeiras: Guia Prático e Noções Básicas para o seu Reconhecimento. Embrapa Florestas, Colombo, p. 65.
- Braun HJ. 1970. Functionelle histologie der sekundaären sproßachse. I. Das Holz. In: Zimmermann W, Ozenda P, Wulff HD, eds, Handbuch der Pflanzenanatomie, 9. Aufl. IX, pt. 1. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1–190.
- Brito, J.G. d. 2006. Influência do pulso de inundação sobre variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão. : 191.
- Bunn, A.G. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26: 115–124.
- Buras, A. 2017. A comment on the expressed population signal. *Dendrochronologia* 44: 130–132.
- Carlquist, S. 1977. Ecological Factors in Wood Evolution: A Floristic Approach. *American Journal of Botany* 64: 887–896.
- Chang, J.T., Milligan, S., Li, Y., Chew, C.E., Wiggs, J., Copeland, N.G., Jenkins, N.A., Campochiaro, P.A., Hyde, D.R., Zack, D.J. (1997). Mammalian homolog of Drosophila retinal degeneration B rescues the mutant fly phenotype. *J. Neurosci.* **17(15)**: 5881--5890.
- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G.; Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Chiang, J.C.H. & Vimont, D.J. 2004. Analogous Pacific and Atlantic Meridional Modes of Tropical Atmosphere – Ocean Variability *. *American Meteorological Society* 17: 4143–4158.
- Choat, B.; Ball, M.C.; Luly, J.G.; Holtum, J.A.M. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. : 305–311.
- Fichtler, E.; Worbes, M. 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA Journal* 33: 119–140.
- Fonti, P.; Eilmann, B.; García-González, I.; Von Arx, G. 2009. Expeditious building of ring-porous earlywood vessel chronologies without losing signal information. *Trees - Structure and Function* 23: 665–671.
- Fonti, P.; Von Arx, G.; García-González, I.; Eilmann, B.; Sass-Klaassen, U.; Gärtner, H.; et al. 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist* 185: 42–53.
- Galván, J.D.; Camarero, J.J.; Sangüesa-Barreda, G.; Alla, A.Q.; Gutiérrez, E. 2012. Sapwood area drives growth in mountain conifer forests. *Journal of Ecology* 100: 1233–1244.
- Gloor, M.; Brienen, R.J.W.; Galbraith, D.; Feldpausch, T.R.; Schöngart, J.; Guyot, J.L.; et al. 2013. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophysical Research Letters* 40: 1729–1733.

- Gloor, M.; Barichivich, J.; Ziv, G.; Brienen, R.; Schöngart, J.; Peylin, P. 2015. Recent Amazon climate as background for possible ongoing Special Section : .
- Granato-Souza, D.; Stahle, D.W.; Barbosa, A.C.; Feng, S.; Torbenson, M.C.A.; de Assis Pereira, G.; et al. 2019. Tree rings and rainfall in the equatorial Amazon. *Climate Dynamics* 52: 1857–1869.
- Hölscher, D.; Koch, O.; Korn, S.; Leuschner, C. 2005. Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees - Structure and Function* 19: 628–637.
- Horna, V.; Zimmermann, R.; Müller, E.; Parolin, P. 2010. Sap Flow and Stem Respiration. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (eds.) *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer. 2010, p.223-241.
- Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) , 2020. Normas Climatológicas. Último acesso: 26/07/2020. <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/normaisclimatologicas>
- Irion, G.; Junk, W.J.; Mello, J.A.S.N. The Large Central Amazonian River Floodplains Near Manaus: Geological, Climatological, Hydrological and Geomorphological Aspects. In: Junk, W.J. (ed) *Ecological Studies 126: The Central Amazon Floodplain Ecology of a Pulsing System*. Springer. 1997, p.23-44.
- Jiménez-muñoz, J.C.; Mattar, C.; Barichivich, J.; Santamaría-, A. 2016. Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015 – 2016. *Nature Publishing Group*: 1–7.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. p. 110-127. In: Dodge, D.P. *Proceedings of the International Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106 .
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Schöngart, J.; Wittmann, F. 2012. A classification of major natural habitats of Amazonian white-water river floodplains (várzeas). *Wetlands Ecology and Management* 20: 461–475.
- Junk, W.J.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Piedade, M.T.F. 2015. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecology and Management* 23: 677–693.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Schöngart, J.; Cohn-Haft, M.; Adeney, J.M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring amazonian lowland wetlands. *Wetlands* 31: 623–640.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Louriçal, R.; Wittmann, F.; Kandus, P.; Lacerda, L.D.; et al. 2014. Brazilian wetlands: Their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 5–22.
- Klein, T.; Zeppel, M.J.B.; Anderegg, W.R.L.; Bloemen, J.; De Kauwe, M.G.; Hudson, P.; et al. 2018. Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecological Research* 33: 839–855.
- Koponen, P.; Nygren, P.; Domenach, A.M.; Le Roux, C.; Saur, E.; Roggy, J.C. 2003. Nodulation and dinitrogen fixation of legume trees in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 19: 655–666.
- Lambers, H.; Oliveira, R.S. 2020. *Plant Physiological Ecology*. Book. Springer, 755p. ISBN 978-3-030-29638-4
- Macedo, T.M.; Barros, C.F.; de Lima, H.C.; Brandes, A.F. das N.; da Costa, W.S.; Costa, C.G.; et al. 2020. Climate signals in tree rings of *Paubrasilia echinata* (Leguminosae-Caesalpinioidea) from the Atlantic Forest of Brazil. *Trees - Structure and Function* 34: 337–347.
- Marengo, J.A.; Espinoza, J.C. 2016. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: Causes, trends and impacts. *International Journal of Climatology* 36: 1033–1050.
- Marengo, J.A.; Souza Jr., C.A.; Thonicke, K.; Burton, C.; Halladay, K.; et al. (2018). Changes in climate and land

- use over the Amazon Region: Current and future variability and trends. *Frontiers in Earth Science*. 6:228.
- McDowell, N.; Pockman, W.T.; Allen, C.D.; David, D.; Cobb, N.; et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought : why do some plants survive while others succumb to. *New Phytologist*. 178:719-739.
- Meinzer, F.C.; Goldstein, G.; Andrade, J.L. 2001. Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: Do universal rules apply? *Tree Physiology* 21: 19–26.
- Nobre, P ; Shukla, J. 1996. Variations of Sea Surface Temperature, Wind Stress and Rainfall over the Tropical Atlantic and South America. *Journal of Climate* 9: 2464–2479.
- Oliveira Wittmann, A.; Lopes, A.; Conserva, A. S.; Piedade, M. T. F. 2010. Seed germination and seedling establishment of Amazonian floodplain trees. In: Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds.). Amazonian floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management. Springer, New York, p. 259-280.
- Parolin, P.; De Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; et al. 2004. Central Amazonian Floodplain Forests: Tree Adaptations in a Pulsing System. *The Botanical Review* 70: 357–380.
- Pérez-de-lis, G.; Rozas, V.; Vázquez-ruiz, R.A.; García-gonzález, I. 2018. Agricultural and Forest Meteorology Do ring-porous oaks prioritize earlywood vessel efficiency over safety? Environmental effects on vessel diameter and tyloses formation. *Agricultural and Forest Meteorology* 248: 205–214.
- Pfautsch, S.; Marco; Harbusch; Wesolowski, A.; Smith, R.; Macfarlane, C.; et al. 2016. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. *Ecology Letters*: 240–248.
- Piedade, M. T. F.; Ferreira, C. S.; Franco, A. 2010. Reproductive strategies of vegetation and their responses to the flood pulse in floodplains of the Central Amazon. *Revista Ecosistemas*, 19: 1-4.
- Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Parolin, P.; Junk, W.J. 2013. Impactos ecológicos da inundação e seca a vegetação das áreas alagáveis amazônicas. In: Nobre, C.A., Borma, L.S. (Ed.), *Eventos Climáticos Extremos Na Amazônia: Causas e Conseqüências.*, Oficina de Textos, São Paulo, São Paulo, Brazil, São Paulo, Brazil, p.409–461.
- Poorter, L.; McDonald, I.; Alarcón, A.; Fichtler, E.; Licona, J.C.; Peña-Claros, M.; et al. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492.
- Pulido-Rodríguez, E.; López-Camacho, R.; Tórres, J.; Velasco, E.; Salgado-Negret, B. 2020. Traits and trade-offs of wood anatomy between trunks and branches in tropical dry forest species. *Trees - Structure and Function* 34: 497–505.
- Ribeiro, M. de N.G.; Adis, J. 1984. Local rainfall variability - a potential bias for bioecological studies in the Central Amazon. *Acta Amazônica*, 14(1/2): 159-174.
- Schöngart, J.; Junk, W.J. 2007. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. *Journal of Hydrology* 335: 124–132.
- Schöngart, J.; Junk, W.J. Clima e Hidrologia nas Várzeas da Amazônia Central. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. (eds) *Várzeas Amazônicas: Desafios para um Manejo Sustentável*. Editora INPA, Manaus. 2020, p.44-65.
- 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.; 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.
- Soares, M.V.B. Hydrochorea in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: . Acesso em: 26 Jul. 2020
- Souza, L.A.G. de. 2012. Guia da biodiversidade de fabaceae do Alto Rio Negro . : 118.
- Vertessy, R.A.; Benyon, R.G.; O'Sullivan, S.K.; Gribben, P.R. 1995. Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiology* 15: 559–567.
- Waldhoff, D.; Furch, B.; Junk, W.J. 2002. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. *Environmental and Experimental Botany* 48:225-235.
- Wheeler, E.A.; Baas, P.; Gasson, P.E. 1989. IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification. Livro. International Association of Wood Anatomists at the National Herbarium of the Netherlands, Leiden, p. 110.
- Wigley, T.M.L.; Briffa, K.R.; Jones, P.D. 1984. On the Average Value of Correlated Time Series, with Applications in Dendroclimatology and Hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology* 23: 201–213.
- Wittmann, F.; Anhof, D.; Funk, W.J. 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *Journal of Tropical Ecology* 18: 805–820.
- Wittmann, F.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F. 2004. Várzea forests in Amazonia : flooding and the highly dynamic The va geomorphology interact with natural forest succession. 196: 199–212.
- Wittmann, F.; Schöngart, J.; Montero, J.C.; Motzer, T.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; et al. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33: 1334–1347.
- Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W.J. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer. 2010, p.61-102.
- Wittmann, F.; Junk, W.J. 2016. Amazon River Basin. In: C. Max Finlayson, Mark Everard, Kenneth, Irvine Robert, J. McInnes, Beth A., Middleton Anne A. van Dam, N.C.D. (Ed.), *The Wetland Book*, Springer, p.1–20.
- Worbes, M. The Forest Ecosystem of the Floodplains. In: Junk, W.J. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer. 1997, p.223-266
- Worbes, M.; Klinge, H.; Revilla, J.D.; Martius, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 3: 553–564.
- Yoon, J.H.; Zeng, N. 2010. An Atlantic influence on Amazon rainfall. *Climate Dynamics* 34: 249–264.

