

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

**CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
DIFERENTES ESTÁDIOS SUCESSIONAIS NA VÁRZEA DA AMAZÔNIA  
CENTRAL**

**DEBORAH JANE LIMA DE CASTRO**

Manaus, Amazonas  
Novembro, 2012

DEBORAH JANE LIMA DE CASTRO

CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
DIFERENTES ESTÁDIOS SUCESSIONAIS NA VÁRZEA DA AMAZÔNIA  
CENTRAL

ORIENTADOR: FLORIAN WITTMANN

Coorientadora: Maria Teresa Fernandez Piedade

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas

Novembro, 2012

## **Relação das Bancas Julgadoras**

### Aula de Qualificação:

1. Michael Hopkins (INPA) – Aprovado
2. Flávia Costa (INPA) – Aprovado
3. Bruce W. Nelson (INPA) – Aprovado

### Banca Avaliadora da Versão Escrita:

1. Igor Aurélio da Silva (Universidade Estadual de Campinas - Unicamp) – Aprovado com correções
2. Marcus Vinicius Cianciaruso (Universidade Federal de Goiás - UFG) – Aprovado com correções
3. Maria Aparecida Lopes (Universidade Federal do Pará - UFPA) – Aprovado com correções

### Banca Avaliadora da Defesa Oral:

1. Michael Hopkins (INPA) – Aprovado
2. Jochen Schöngart (INPA/Max Planck) – Aprovado
3. José Luís Camapana Camargo (INPA/PDBFF) – Aprovado

C355 Castro, Deborah Jane Lima de  
Características funcionais de espécies arbóreas de diferentes estádios  
sucessionais na várzea da Amazônia Central / Deborah Jane Lima de  
Castro.--- Manaus : [s.n.],2012.  
xi, 65 f.: il.

Dissertação (mestrado) --- INPA, Manaus, 2012  
Orientador: Florian Wittmann  
Coorientadora: Maria Teresa Fernandez Piedade  
Área de concentração: Ecologia

1. Sucessão florestal. 2. Floresta de várzea – Amazônia. 3. Áreas  
alagáveis.. I. Título.

CDD 19. ed. 634.956

**Sinopse:**

Estudou-se atributos funcionais de dez espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais em uma floresta de várzea no Lago do Janauri, próximo a Manaus. Parâmetros de estrutura, crescimento, sobrevivência, morfometria de diásporos, área foliar e clorofila foram analisados e comparados entre as espécies investigadas.

**Palavras-chave:** Sucessão florestal, atributos funcionais, zonação de espécies, áreas alagáveis, Amazônia.

*Aos meus pais Maria  
Luiza e Marcos Castro  
que mereciam muito mais  
de mim, dedico.*

## Agradecimentos

À Deus, por ser infinitamente bom e misericordioso, e aos espíritos de luz que sempre me auxiliaram e me deram suporte ao longo dessa caminhada.

Aos meus pais, Marcos Antônio e Maria Luiza, pelo esforço que fizeram para que eu conseguisse chegar até aqui, e acima de tudo por seu amor incondicional.

Aos meus irmãos, Aline Lúcia, Carlos Henrique e Lourival Neto, por todo companheirismo e amizade de sempre. Amo vocês!

Ao meu orientador, Florian Wittmann, pela divisão de conhecimentos sem reserva e o encorajamento ao desenvolvimento deste trabalho. Pela generosa paciência e compreensão.

À minha coorientadora, Maria Teresa Fernandez Piedade, pelo apoio amigo e sempre acolhedor. Pelo compartilhamento de tantos ensinamentos e risadas.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia pela oportunidade de realização do curso de mestrado em Ecologia.

Ao programa de Pós-graduação em Ecologia por toda logística e infra-estrutura oferecida. Ao curso representado pela Dra. Flávia Costa e às secretárias Beverly e Rose, sempre solícitas em minhas dúvidas e questionamentos.

Aos professores que se dispuseram a avaliar e contribuíram bastante nas etapas de avaliação ao longo do processo do mestrado. Meus agradecimentos a Bruce Nelson, Flávia Costa, Igor Aurélio da Silva, Jochen Schöngart, José Luis Camargo, Marcus Vinicius Cianciaruso, Maria Aparecida Lopes e Michael Hopkins.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

Aos Projetos INPA/Max-Planck e PRONEX (FAPEAM) pelo financiamento integral e suporte logístico para as atividades de campo e de laboratório.

À minha família tanto amada e tantas vezes sustento e refúgio. Em especial minha mãe, Jane Lúcia, e meus avôs, José Domires (*in memorian*), Mírian Célis, João Torres (*in memorian*) e Nazyr Lima. Por serem sempre meu porto seguro, mesmo com a distância.

À minha família manauara, Aroldo Felipe, Demétrius Martins, Gabriel Moulatlet e Marco Aurélio pelo lar acolhedor, pelo tão prazeroso compartilhamento do dia-a-dia e por todas as conversas despreocupadas na cozinha.

Às meninas que me receberam quando cheguei deslumbrada em Manaus e vão sempre ser parte da minha família também, Lorena Coelho, Lucimar Santos e Rafaela Bordalo, a quem sou muito grata pelo acolhimento inicial.

Aos técnicos, peça fundamental para execução deste trabalho. Ao Celso Rabelo Costa, pelos conselhos e orientações de campo, amizade e, sobretudo por suportar meus lamentos; ao Valdeney de Araújo Azevedo, por tanto empenho, carinho e suor despendido na realização do nosso trabalho; ao Mário Luiz Picanço, meu companheiro paraense de campo que sempre conseguia um jeito para irmos onde era preciso; a Lúcia Costa, pelo apoio na tabulação de dados e nas atividades de laboratório, ao Wallace Rabelo Costa, por todo o suporte e apoio técnico no laboratório, por sempre dar um “jeitinho” tão brasileiro nos problemas. Todos tão importantes e indispensáveis no desenvolvimento deste trabalho.

Aos companheiros do flutuante do INPA no Lago do Catalão que sempre foram tão acolhedores e amigos. Ao seu Miguel Farias pelas inúmeras travessias no Rio Negro e por compartilhar tantas histórias. Ao Frank Queiroz e Paulo Matos que cuidavam da nossa segurança, sempre tão atenciosos e cavalheiros. A Arlete nossa cozinheira que desprendia carinho maternal e tão atencioso à nossa alimentação. Ao seu Belo, responsável pela área em que a pesquisa foi desenvolvida que gentilmente nos autorizou a desenvolver o trabalho.

Aos meus colegas do Grupo Maua todos tão diferentes, únicos e especiais que fizeram desta jornada um pouco mais leve e prazerosa. Em especial a Aline Lopes, Bruno Cintra, Elizabeth Rebouças, Ethan Householder, Kelvin Uchoa, Manuella Serejo, Maria de Jesus, Naara Silva, Natália de Castro, Natália Targuetta, Rafael Assis e Tatiana Andreza por me ajudaram diretamente no desenvolvimento desse trabalho. Também a todos os outros companheiros do projeto que de alguma forma contribuíram para o meu aprimoramento e aperfeiçoamento do trabalho.

À turma de Ecologia de 2010 do INPA, sem a qual não conseguiria superar tantas disciplinas, provas e trabalhos de campo com a alegria de sempre. Em especial ao Christian Borges Andretti e a Aída Rodrigues, pela amizade tão valiosa e pelos saudosos sorvetes no Bosque da Ciência. Também a Júlia Tovar Verba por seu carinho, amizade e por sempre cuidar da minha distração e abstração do trabalho. Todos a seu modo vão deixar muitas lembranças e saudades.

Aos meus amigos de sempre, por dividirem comigo tantos momentos agradáveis e por compartilharem comigo esse sentimento tão nobre. Em especial a Alessandra Formento, Diego Souza, Edgar Pacheco, Ellen Francisco, Emily Garcia, Etiane Prestes, Fernanda Costa, Heitor Neves, José Abílio, Marcelo Medeiros, Priscila Souza.

**À todos meu muito obrigada!**

## Resumo

A inundação periódica faz das várzeas Amazônicas ambientes peculiares, onde a sazonalidade do pulso de inundação e os processos de erosão e sedimentação possibilitam anualmente o surgimento de novos habitats a serem colonizados pela vegetação. As estratégias adaptativas das árvores ao alagamento cíclico tornam evidente a descrição da cronossequência de substituição das espécies no processo de sucessão, mas não explica as características e padrões apresentados pelas espécies com os estádios sucessionais. Para melhor compreender as estratégias sucessionais nas florestas de várzea, o presente estudo investigou o padrão de variação funcional com diferentes atributos funcionais em espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais em uma floresta de várzea do Lago Janauri, próximo a cidade de Manaus. Investigamos atributos chave: a estrutura da população, a sobrevivência, o crescimento, a área foliar, a quantidade de clorofila nas folhas, o tamanho e peso de diásporos. Testamos a semelhança nos padrões entre as espécies e relacionamos com as estratégias sucessionais e o regime de inundação na área. Nossos resultados mostram que espécies como *Cecropia latiloba*, pioneira, possui a mesma estratégia de estabelecimento em todos os atributos investigados, enquanto que espécies tardias como *Piranhea trifoliata*, podem apresentar diferentes estratégias dependendo do atributo analisado. O padrão de variação funcional é condizente com a zonação e sucessão de espécies descrita nesses ambientes. Embora a inundação não tenha relacionado com a variação funcional, existem fortes indícios dessa variável como filtro ecológico no estabelecimento dessas espécies. Concluímos que existem espécies indicadoras dos estádios sucessionais e apontamos a necessidade de uma melhor classificação das espécies arbóreas em relação as características funcionais.

**Palavras-chave:** Sucessão florestal, atributos funcionais, zonação de espécies, áreas alagáveis, Amazônia.

**Abstract***Characteristics of tree species from different functional groups of the Central Amazonian Floodplain*

Seasonal inundations promote peculiar site conditions in Amazonian floodplains where erosion and sedimentation processes create new habitats for the establishment of vegetation every year. The adaptive strategies of trees to seasonal inundation evidence species replacement during succession, but not explain functional traits of species and their patterns within successional stages. To better understand succession-related strategies of tree species within forest succession, the present study investigated the pattern of functional variation with several functional traits of tree species from different successional stages in the várzea of Lago Janauarí, next to the city of Manaus. We investigated the key functional traits population structure, survival, growth, leaf area, chlorophyll-content in leaves, and size and weight of diaspores. We tested for similarity in patterns between species and relate these patterns to succession-related strategies and the inundation in area. Our results show that pioneer tree species, such as *Cecropia latiloba*, follow consistently the same establishment strategy in all investigated functional traits, while late-succession species, such as *Piranhea trifoliata*, may have different establishment strategies depending on the trait analyzed. The pattern of functional variation is consistent with the zonation and succession of species described in these environments. Although the flooding has not connected with the functional variation, there are strong indications that variable as ecological filter in the establishment of these species. We conclude that different successional stages are represented by indicator species and call attention to the need of a better classification of these tree species with respect to functional traits.

**Key words:** Forest succession, functional traits, species zonation, wetlands, Amazon.

## Sumário

Lista de Figuras .....	xi
Apresentação .....	1
Hipóteses .....	1
Objetivos.....	2
Objetivo Geral .....	2
Objetivos específicos .....	2
Capítulo 1 .....	3
Página de Título.....	4
RESUMO. ....	5
ABSTRACT. ....	5
Introdução.....	6
Material e Métodos .....	9
<i>Área de Estudo</i> .....	9
<i>Escolha das Espécies</i> .....	9
<i>Delineamento Amostral</i> .....	10
<i>Coleta de dados</i> .....	10
<i>Análise Dados</i> .....	12
Resultados.....	14
<i>Atributos funcionais</i> .....	14
<i>Variação funcional</i> .....	23
<i>Atributos funcionais e Inundação</i> .....	24
Discussão .....	26
<i>Atributos Funcionais</i> .....	26
<i>Variação funcional</i> .....	33
<i>Atributos funcionais e Inundação</i> .....	35

Conclusão .....	37
Agradecimentos .....	37
Bibliografia Citada .....	38
Legendas das Tabelas e Figuras .....	44
Conclusão .....	46
Apêndice A .....	47
Anexo A.....	48
Anexo B.....	49
Anexo C.....	50
Anexo D.....	51
Anexo E.....	52
Anexo F .....	53

**Lista de Figuras**

Figura 1 – Estrutura da população para cada espécie estudada.....	16
Figura 2 – Taxa de mortalidade total, antes e depois do período de alagamento.....	17
Figura 3 – Média de altura e área basal de indivíduos juvenis.....	18
Figura 4 – Incremento médio em quantidade de folhas para indivíduos juvenis.....	19
Figura 5 – Quantidade média de clorofila a, b e total e área foliar média.....	22
Figura 6 – Análise de componentes principais.....	24
Figura 7 – Gráfico composto de espécies ordenadas em função do gradiente de inundação...25	
Figura 8 – Análise de escalonamento multidimensional não métrico da matriz de associação de parcelas com atributos funcionais.....	26

## **Apresentação**

A presente dissertação foi realizada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia) pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. Neste trabalho foram inventariadas as plântulas, juvenis e adultos de dez espécies arbóreas em uma floresta de várzea localizada próxima a cidade de Manaus, no Lago Janauari, na Amazônia Central. Os indivíduos jovens foram monitorados durante duas fases terrestres consecutivas.

A dissertação é composta por um capítulo em formato de artigo seguindo as normas da revista *Acta Botanica Brasilica*. O artigo investiga o padrão da variação de atributos funcionais distintos de espécies arbóreas estabelecidas no estágio sucessional secundário de uma floresta de várzea em relação ao gradiente de inundação, analisando os parâmetros que melhor explicam a distribuição dessas espécies. Isto foi feito para compreender os padrões de substituição de espécies ao longo do gradiente sucessional e sua relação com a típica zonação de espécies descrita para esses ambientes. Adicionalmente buscou-se evidenciar quais atributos seriam bons preditores para o padrão de distribuição de espécies encontrado neste ambiente.

## **Hipóteses**

1. As espécies características do estágio secundário na sere sucessional nos ambientes de várzea na Amazônia Central possuem atributos funcionais próprios com valores e características intermediárias entre os descritos para as espécies pioneiras e tardias.
2. As espécies características do estágio secundário na sere sucessional nos ambientes de várzea na Amazônia Central não possuem atributos funcionais próprios, mas reúnem ambas as características de espécies pioneiras e tardias.

## **Objetivos**

### *Objetivo Geral*

Determinar o padrão da variação de atributos funcionais distintos no ambiente de várzea em uma floresta dentro do estágio sucessional secundário em relação ao gradiente de inundação e analisar as características sucessionais nessa fase da sucessão para esse ambiente. Dez espécies arbóreas características das florestas de várzea e pertencentes a vários estágios sucessionais foram utilizadas.

### *Objetivos específicos:*

1. Definir as características funcionais de dez espécies utilizando parâmetros da estrutura populacional, sobrevivência, crescimento, morfometria de frutos e sementes, área foliar e concentração de clorofila;
2. Determinar o padrão de variação funcional das espécies no estágio de sucessão secundário;
3. Relacionar o padrão de variação funcional das espécies em relação ao gradiente de inundação da área.

## Capítulo 1

---

Castro, DJL; Piedade, MTF & Wittmann, F.  
2012. Características funcionais de espécies  
arbóreas de diferentes estádios sucessionais  
na várzea da Amazônia Central. Manuscrito  
formatado para Acta Botanica Brasilica.

1 **Características funcionais de espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais na**  
2 **várzea da Amazônia Central**

3 Deborah Jane Lima de Castro<sup>1\*</sup>, Maria Teresa Fernandez Piedade<sup>1</sup>, Florian Wittmann<sup>1,2</sup>.

4

---

<sup>1</sup>Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) – Grupo Maua, Projeto INPA/Max Planck. Av. André Araújo, 2936, Aleixo. CEP 69011-970. Manaus, AM – Brasil.

<sup>2</sup>Instituto Max Planck de Química, Departamento de Bioquímica, Mainz, Alemanha.

\*Autor para correspondência [djl.castro@gmail.com](mailto:djl.castro@gmail.com)

5 **RESUMO**– (Características funcionais de espécies arbóreas de diferentes estádios  
6 sucessionais na várzea da Amazônia Central). A inundação periódica faz das várzeas  
7 Amazônicas ambientes peculiares, onde a sazonalidade do pulso de inundação e os processos  
8 de erosão e sedimentação possibilitam anualmente o surgimento de novos habitats a serem  
9 colonizados pela vegetação. As estratégias adaptativas das árvores ao alagamento cíclico  
10 tornam evidente a descrição da cronossequência de substituição das espécies no processo de  
11 sucessão, mas não explica as características e padrões apresentados pelas espécies com os  
12 estádios sucessionais. Para melhor compreender as estratégias sucessionais nas florestas de  
13 várzea, o presente estudo investigou o padrão de variação funcional com diferentes atributos  
14 funcionais em espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais em uma floresta de várzea  
15 do Lago Janauri, próximo a cidade de Manaus. Investigamos atributos chave: a estrutura da  
16 população, a sobrevivência, o crescimento, a área foliar, a quantidade de clorofila nas folhas,  
17 o tamanho e peso de diásporos. Testamos a semelhança nos padrões entre as espécies e  
18 relacionamos com as estratégias sucessionais e o regime de inundação na área. Nossos  
19 resultados mostram que espécies como *Cecropia latiloba*, pioneira, possui a mesma estratégia  
20 de estabelecimento em todos os atributos investigados, enquanto que espécies tardias como  
21 *Piranhea trifoliata*, podem apresentar diferentes estratégias dependendo do atributo analisado.  
22 O padrão de variação funcional é condizente com a zonação e sucessão de espécies descrita  
23 nesses ambientes. Embora a inundação não tenha relacionado com a variação funcional,  
24 existem fortes indícios dessa variável como filtro ecológico no estabelecimento dessas  
25 espécies. Concluimos que existem espécies indicadoras dos estádios sucessionais e apontamos  
26 a necessidade de uma melhor classificação das espécies arbóreas em relação as características  
27 funcionais.

28 **Palavras-chave:** Sucessão florestal, atributos funcionais, zonação de espécies, áreas alagáveis,  
29 Amazônia.

30 **ABSTRACT** – (Functional characteristics of Central Amazonian várzea tree species of  
31 different successional stages). Seasonal inundations promote peculiar site conditions in  
32 Amazonian floodplains where erosion and sedimentation processes create new habitats for the  
33 establishment of vegetation every year. The adaptive strategies of trees to seasonal inundation  
34 evidence species replacement during succession, but not explain functional traits of species  
35 and their patterns within successional stages. To better understand succession-related  
36 strategies of tree species within forest succession, the present study investigated the pattern of  
37 functional variation with several functional traits of tree species from different successional  
38 stages in the várzea of Lago Janauarí, next to the city of Manaus. We investigated the key  
39 functional traits population structure, survival, growth, leaf area, chlorophyll-content in  
40 leaves, and size and weight of diaspores. We tested for similarity in patterns between species  
41 and relate these patterns to succession-related strategies and the inundation in area. Our  
42 results show that pioneer tree species, such as *Cecropia latiloba*, follow consistently the same  
43 establishment strategy in all investigated functional traits, while late-succession species, such  
44 as *Piranhea trifoliata*, may have different establishment strategies depending on the trait  
45 analyzed. The pattern of functional variation is consistent with the zonation and succession of  
46 species described in these environments. Although the flooding has not connected with the  
47 functional variation, there are strong indications that variable as ecological filter in the  
48 establishment of these species. We conclude that different successional stages are represented  
49 by indicator species and call attention to the need of a better classification of these tree  
50 species with respect to functional traits.

51 **Key words:** Forest succession, functional traits, species zonation, wetlands, Amazon.

## 53 **Introdução**

54 As espécies pioneiras são geralmente exigentes de radiação solar para germinação e  
55 estabelecimento, com crescimento rápido, madeiras leves e claras, sementes pequenas  
56 produzidas em grande quantidade e de maneira relativamente contínua e ciclo de vida curto,  
57 enquanto as espécies tardias possuem características opostas às pioneiras (Bazzaz 1979;  
58 Bazzaz & Pickett 1980; Popma *et al.* 1988; Swaine & Whitmore 1988). O estágio tardio pode  
59 ser reconhecido por um fator ou combinação de fatores (Tansley 1920) e o padrão do estágio  
60 varia gradativamente no ambiente (Whittaker 1953). O estágio secundário não possui  
61 características e padrões descritos de como ocorre o processo de substituição nem das  
62 exigências das espécies para se estabelecerem nesse tipo florestal. Considerando isso, Swaine  
63 e Whitmore em 1988 sugeriram uma classificação das espécies de florestas tropicais em  
64 apenas dois grupos: pioneiras e não-pioneiras (Anexo A). Esse modelo tem demonstrado ser  
65 bastante aplicável, sendo utilizado como ferramenta para classificação de florestas e estágios  
66 sucessionais por diversos autores (Brown 1993; Park *et al.* 2005; Engelbrecht *et al.* 2006;  
67 Chazdon *et al.* 2010).

68 A sazonalidade do pulso de inundação (Junk *et al.* 1989) e as particularidades  
69 geomorfológicas do ambiente, como as altas taxas de sedimentação e erosão possibilitam  
70 anualmente o surgimento de novos habitats a serem colonizados e a destruição de outros (Salo  
71 *et al.* 1986; Wittmann *et al.* 2010). O movimento da água, a erosão e a deposição de  
72 sedimentos influenciam fortemente a estrutura da comunidade, uma vez que esses fatores  
73 afetam a estabilidade do habitat (Salo *et al.* 1986). A instabilidade decorrente desses  
74 processos nas áreas de várzea gera uma grande diversidade de ambientes mantida pela  
75 dinâmica dos rios (Junk 1989; Wittmann *et al.* 2002). As condições ambientais (físico-  
76 químicas) induzem respostas morfológicas, anatômicas, fisiológicas, fenológicas e/ou  
77 adaptações etológicas produzindo uma estrutura da comunidade característica (Junk 1997).  
78 Essas características conferem aos ambientes de várzea uma alta dinâmica nos processos  
79 sucessionais e grande adaptação das espécies presentes nesse ambiente para responder ao  
80 distúrbio causado pelo alagamento cíclico de maneira eficiente, para a sobrevivência nesses  
81 ecossistemas (Parolin *et al.* 2001, 2004; Parolin 2001b, 2009; Piedade *et al.* 2010).

82 O surgimento de novas áreas nas várzeas amazônicas devido à sedimentação recente  
83 (Salo *et al.* 1986; Wittmann *et al.* 2010) induz à sucessão alogênica (Tansley 1920) e a  
84 composição de espécies pode ser facilitada pelas características abióticas do ambiente  
85 (Wittmann *et al.* 2004). Nessas novas áreas, as primeiras plantas a se estabelecerem são  
86 gramíneas semiaquáticas com metabolismo C<sub>4</sub>, como *Paspalum* spp. E *Echinochloa*

87 *polystachya*, com sua densidade elevada (até 44 indivíduos por m<sup>2</sup>) e crescimento em altura  
88 de vários metros em pouco tempo (aproximadamente 1 m mês<sup>-1</sup>); as gramíneas reduzem a  
89 radiação solar no chão em até 90%, e ajudam a manter a umidade do solo superficial na fase  
90 terrestre (Piedade *et al.* 1991). As gramíneas facilitam assim o estabelecimento das primeiras  
91 espécies arbóreas (pioneiras), como *Alchornea castaneifolia*, *Salix martiana* ou *Cecropia*  
92 *latiloba* (Wittmann *et al.* 2004). Durante a cronossequência da sucessão natural, os ambientes  
93 se tornam mais estáveis, principalmente em relação à geomorfologia, e os fatores abióticos  
94 podem ficar mais constantes com o passar das décadas, promovendo a substituição da  
95 sucessão alogênica pela autogênica (Wittmann *et al.* 2004).

96 Os tipos e as inúmeras estratégias adaptativas das árvores para períodos prolongados  
97 de inundação parcial e/ou submersão tornam evidente a zonação de espécies ao longo do  
98 gradiente de inundação (Wittmann & Junk 2003). A detecção dessa distribuição de espécies  
99 possibilitou a descrição de modelos de sucessão para as florestas alagáveis, que são conjuntos  
100 de estádios sucessionais caracterizados pela ocorrência de espécies dominantes indicadoras da  
101 sere sucessional ao longo do processo de regeneração da floresta (Whitmore 1990). A  
102 compreensão da variação funcional ao longo desse processo de sucessão pode ser de  
103 fundamental importância para o entendimento da dinâmica dessas florestas, uma vez que  
104 atributos funcionais comuns indicam organismos que compartilham os mesmos recursos e  
105 respondem de maneira similar às perturbações do ambiente compondo um grupo funcional  
106 natural (Howe & Smallwood 1982; Noble & Gitay 1996). A classificação funcional assume  
107 ainda que os atributos são inerentes no mundo, e, portanto, a variação funcional revelaria a  
108 real estrutura da comunidade (Noble & Gitay 1996).

109 A descrição desses modelos como cronossequências de estabelecimento e extinção de  
110 espécies dominantes tem permitido prever parte das modificações na composição florística e  
111 nas demais características da comunidade ao longo do processo de regeneração e fazer  
112 inferências sobre os mecanismos organizadores das transformações (Whitmore 1990;  
113 Kozłowski 2002). À medida que se avança da borda para o interior das florestas de várzea, a  
114 diversidade local aumenta diminuindo o número de espécies, além de ocorrer um aumento na  
115 quantidade de biomassa, na altura e no diâmetro das árvores, no tamanho das copas e na área  
116 de cobertura das copas (Schöngart *et al.* 2000; Wittmann *et al.* 2002, 2004, 2006b; Schöngart  
117 2003; Wittmann & Junk 2003). Outros fatores também sofrem alterações e podem indicar  
118 mudanças no estágio sucessional, fatores como, a estrutura da população, a densidade da  
119 madeira, a concentração de clorofila, a área foliar e as taxas de crescimento (Schöngart *et al.*  
120 2000; Wittmann *et al.* 2002, 2004b, 2006b; Schöngart 2003; Wittmann & Junk 2003). Wordes

121 e colaboradores (1992) perceberam as mudanças e classificaram os estádios sucessionais para  
122 esses ambientes de acordo com a idade da floresta, a composição de espécies, o ciclo de vida  
123 das espécies dominantes, a estratificação das espécies da área, o número de espécies por  
124 hectare, o crescimento radial e a densidade da madeira. Os autores propuseram a classificação  
125 das comunidades em pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e tardias,  
126 caracterizadas pela dominância das espécies arbóreas como *Salix humboldtiana*, *Cecropia sp.*,  
127 *Pseudobombax munguba* e *Piranhea trifoliata*, respectivamente. Dez anos depois Wittmann e  
128 colaboradores (2002) ampliaram essa classificação por meio da associação de dados de campo  
129 e imagens de fotografias aéreas. Os autores encontraram diferenças significativas na  
130 composição de espécies entre a várzea baixa e alta e, portanto, propuseram que a classificação  
131 de Worbes e colaboradores (1992) seria aplicável aos ambientes de várzea baixa  
132 acrescentando o estágio tardio de várzea alta ao padrão proposto e destacando a existência do  
133 chavascal nas áreas de várzea baixa.

134 O conhecimento sobre como os organismos variam e interagem ao longo do gradiente  
135 ambiental é extremamente importante para a compreensão da diversidade funcional e  
136 definição dos atributos a serem investigados. Na várzea os estudos desenvolvidos sobre a  
137 sucessão são capazes de detalhar quais espécies se substituem ao longo do gradiente de  
138 inundação. Pode-se até, com grande confiabilidade, classificar uma floresta como pioneira,  
139 secundária ou tardia de acordo com as espécies presentes na área e algumas características  
140 abióticas, como taxa de sedimentação, nível de inundação, granulometria do substrato,  
141 radiação solar, entre outros (Wittmann & Junk 2003; Wittmann *et al.* 2004). A compreensão  
142 dos padrões de substituição de espécies e variações funcionais nas espécies dominantes e  
143 indicadoras da sere sucessional nas florestas de várzea da Amazônia é de grande importância  
144 para o entendimento da fitodiversidade local e para a conservação desses ambientes, uma vez  
145 que o aumento do desmatamento, a perda da cobertura florestal e sua exploração para  
146 múltiplos propósitos tem se tornado mais frequente, exigindo políticas de reflorestamento e  
147 manejo florestal para esses ambientes (Junk *et al.* 2000; Parolin 2005).

148 Sendo assim, o presente estudo investigou o padrão de variação funcional em uma  
149 floresta de várzea secundária tardia para compreender o processo de sucessão nesse ambiente,  
150 e relacionar o padrão encontrado com o regime de inundação do local para verificar a atuação  
151 do pulso de inundação como filtro ecológico e fator limitante para a zonação de espécies  
152 descrita para esses ambientes. Na tentativa de auxiliar a compreensão dos padrões de sucessão  
153 em florestas de estágio secundário da sucessão nos ambientes de várzea, o presente estudo  
154 comparou alguns dos atributos funcionais relacionados com os padrões de zonação de

155 espécies na várzea e com as estratégias de estabelecimento das espécies, tais como: a estrutura  
156 da população, a sobrevivência de indivíduos jovens a inundações, o crescimento, os diásporos  
157 (tamanho e peso), a área foliar e a clorofila.

## 158 **Material e Métodos**

### 159 *Área de Estudo*

160 O estudo foi realizado em uma floresta secundária periodicamente inundada entre os  
161 rios Negro e Solimões às margens do Lago Janauari (S 03°13'05,7" W 60°01'12,9")  
162 localizada a 10 km ao Sudoeste da cidade de Manaus. A área é inundada pelas águas do rio  
163 Solimões que é um típico rio de águas brancas da região Amazônica. A cota máxima do nível  
164 de água da Bacia Negro/Solimões no ano de 2010 foi de 27,96 m (média 27,87 m, Agência  
165 Nacional de Águas – ANA, 2011) e nas áreas das parcelas experimentais o nível médio de  
166 inundações foi de 3,5 m, o que correspondeu a um período de 138 dias de alagamento. A  
167 precipitação na área varia de 2450 a 2850 mm e a umidade relativa do ar oscila de 80% a 90%  
168 (Normais Climatológicas do Brasil de 1961 à 1990 – INMET 2011), enquanto que a  
169 temperatura tem mínimas de 22,9 a 23,8 °C e máximas de 30,2 a 33,3 °C (Ribeiro & Adis  
170 1984).

### 171 *Escolha das Espécies*

172 Foram analisadas 10 espécies (Tabela 1), divididas nos seguintes estágios  
173 sucessionais: pioneiras, secundárias iniciais de várzea baixa, secundárias tardias de várzea  
174 baixa, tardias de várzea baixa e tardias de várzea alta (Wittmann *et al.* 2002). As espécies  
175 foram escolhidas por serem citadas na literatura como indicadoras desses tipos  
176 sucessionais nas regiões de várzea da Amazônia (Junk 1989; Worbes *et al.* 1992; Ayres 1993;  
177 Worbes 1997; Parolin 2001b; Parolin *et al.* 2002b; De Simone *et al.* 2003; Wittmann *et al.*  
178 2004b, 2006a; Maia *et al.* 2005; Oliveira Wittmann *et al.* 2007b), além de serem abundantes  
179 no local de estudo.

180

181 Tabela 1 – Lista das espécies estudadas com descrição de seus habitats e estádios sucessionais nos quais são  
 182 comumente classificadas. VB = várzea baixa, VA = várzea alta, TF = terra firme, IG = igapó. (Fonte: Wittmann  
 183 *et al.* 2002, 2010a)

Espécie	Família	Habitat	Estádio Sucessional
<i>Cecropia latiloba</i> Miq.	Urticaceae	VB	Pioneiro
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Malvaceae	VA,TF	Tardia
<i>Crataeva bentharii</i> Eichler	Brassicaceae	VB	Secundário inicial
<i>Eschweilera ovalifolia</i> (DC.) Nied.	Lecythidaceae	VB,VA	Tardia
<i>Luehea cymulosa</i> Spruce ex Benth.	Malvaceae	VB	Secundário tardio
<i>Macrobium acaciifolium</i> (Benth.) Benth.	Fabaceae (Caesalpinioidea)	VB,IG	Secundário tardio
<i>Hevea spruceana</i> (Benth.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	VB,IG	Tardia
<i>Hydrochorea corymbosa</i> (Rich.) Barneby & Grimes	Fabaceae (Mimosoidae)	VB,VA,IG	Secundário tardio
<i>Piranhea trifoliata</i> (L.) Morong	Euphorbiaceae	VB	Tardia
<i>Tabebuia barbata</i> (E.Mey.) Sandwith	Bignoniaceae	VB,IG	Tardia

#### 184 *Delineamento Amostral*

185 Foram estabelecidos oito blocos compostos por duas parcelas quadradas de 50 x 50 m  
 186 e quatro retangulares de 1 x 50 m, sendo no total 16 parcelas quadradas e 32 retangulares,  
 187 portanto seis parcelas por bloco. As parcelas quadradas foram utilizadas para inventariar os  
 188 indivíduos adultos das espécies de interesse e as retangulares para o monitoramento de juvenis  
 189 eo censo de plântulas. Os blocos distaram entre si aproximadamente 200 m. As parcelas  
 190 retangulares foram estabelecidas seguindo a curva de nível do terreno, como auxílio de um  
 191 altímetro barométrico e um clinômetro para assegurar a cota de inundação e a permanência da  
 192 parcela na mesma curva de nível do terreno, respectivamente. As parcelas quadradas foram  
 193 adjacentes às retangulares de maneira a contê-las. Em cada parcela ainda foi aferida a marca  
 194 da água deixada em cinco árvores, referente à cheia máxima de 2011.

#### 195 *Coleta de dados*

##### 196 **Estrutura**

197 Para descrever a estrutura da população foi feito o levantamento de indivíduos nafase  
 198 de plântula (< 15 cm de altura), juvenil (> 15 cm de altura e com diâmetro na base do colo  
 199 caulinar < 5 cm) e adulta (> 1 m de altura) das espécies alvo no ano de 2011. Os censos foram  
 200 realizados antes da inundação para plântulas e juvenis, e somente após o período de cheia para  
 201 os indivíduos adultos. Para cada indivíduo foram coletadas medidas de diâmetro a altura do  
 202 peito (DAP) e altura. Para os indivíduos com DAP > 10 cm das espécies *Luehea cymulosa*,

203 *Tabebuia barbata*, *Piranhea trifoliata*, *Macrolobium acaciifolium*, *Cecropia latiloba*, *Hevea*  
 204 *spruceana* e *Crataeva bentharii*, os valores de altura foram estimados em função do  
 205 diâmetro, com equações específicas disponíveis na literatura (Schöngart 2003; Schöngart *et*  
 206 *al.* 2010). Para os indivíduos com DAP < 10 cm, quando possível, a altura foi aferida  
 207 diretamente com fita métrica. Para todas as demais espécies, foi utilizado um clinômetro  
 208 (BlumeLeiss BL6, Zeiss, Jena).

209 Foi estimada a biomassa aérea lenhosa para os indivíduos adultos, para observar a  
 210 variação de acúmulo de biomassa entre as espécies de diferentes estádios sucessionais, por  
 211 meio da equação:  $AGWB = 0,112 \times (p \times h \times d^2)^{0,916}$ , onde  $p$  é a densidade da madeira,  $h$  é  
 212 altura e  $d$  é o diâmetro (Chave *et al.* 2005). Os dados de densidade da madeira foram obtidos  
 213 na literatura (Fearnside 1997; Wittmann *et al.* 2006b, 2010a) e na base de dados do Projeto  
 214 INPA/Max Planck – Grupo MAUA (Ecologia, monitoramento e uso sustentável de áreas  
 215 úmidas, <http://maua.inpa.gov.br/>).

#### 216 **Sobrevivência e Crescimento**

217 Para os dados de sobrevivência e crescimento, foram monitorados os indivíduos  
 218 juvenis das espécies alvo durante o ano de 2011, no período de enchente e na fase terrestre; o  
 219 período total do monitoramento ocorreu entre os meses de março a novembro. Dentro de cada  
 220 parcela retangular todos os indivíduos maiores que 15 cm de altura até 5 cm de diâmetro na  
 221 base do colo caulinar (DCC) foram marcados e numerados para monitoramento dos  
 222 parâmetros de crescimento e sobrevivência. As medidas de altura, DCC e número de folhas  
 223 foram tomadas quinzenalmente para cada indivíduo, antes e depois do alagamento,  
 224 totalizando 241 dias de observação em campo.

#### 225 **Frutos e Sementes**

226 Foram coletados frutos das árvores de maneira assistemática entre os meses de maio e  
 227 agosto de 2011. Um total de 100 frutos, de no mínimo cinco indivíduos por espécie foi  
 228 coletado para *Tabebuia barbata*, *Macrolobium acaciifolium*, *Eschweilera ovalifolia*, *Cecropia*  
 229 *latiloba*, *Hevea spruceana* e *Crataeva bentharii*. Para as quatro espécies restantes do estudo a  
 230 coleta de frutos não foi possível pela produção insuficiente de diásporos durante o período  
 231 amostral, ou porque as plantas não frutificaram durante o período de coleta. Os diásporos  
 232 foram transportados para o Laboratório de Ecofisiologia de Plantas do Projeto Inpa/Max  
 233 Planck em Manaus, onde foram acondicionados em sacos de papel, medidos (comprimento,  
 234 largura e espessura) e pesados. Posteriormente à análise morfométrica dos frutos, estes foram  
 235 despulpados para a liberação das sementes que, por sua vez, foram pesadas (massa fresca) e  
 236 medidas (comprimento, largura e espessura). As medições nos diásporos foram feitas com

237 auxílio de paquímetro digital, fita métrica e balança semi-analítica (Bel Mark 1000) com  
238 capacidade de 1000 g e 200 mg, máxima e mínima, respectivamente.

### 239 **Área foliar e Clorofila**

240 Após o período de alagamento, foi feita a extração dos pigmentos cloroplastídicos e a  
241 mensuração da área foliar para três folhas por indivíduo e cinco indivíduos por espécie  
242 somente para os indivíduos juvenis. Para assegurar a escolha aleatória dos indivíduos, foi  
243 feito um sorteio no Programa R(R Development Core Team 2011) de cinco indivíduos para  
244 cada uma das espécies; somente entraram no sorteio indivíduos com mais de três folhas, e a  
245 escolha das folhas a serem mensuradas foi feita em campo, priorizando folhas completamente  
246 expandidas e sem sinais visíveis de doenças fitossanitárias.

247 A coleta dos discos foliares para extração de clorofila foi feita no período de 10 h às  
248 12 h em dias ensolarados seguindo o protocolo de extração com acetona a 80% (Porra *et al.*  
249 1989). Ainda no campo, os discos foram acondicionados em tubos de centrífuga graduados  
250 envolvidos com papel alumínio. No laboratório de Ecofisiologia de Plantas do Projeto  
251 Inpa/Max Planck, em Manaus, após 72 h, o extrato de pigmento foi submetido à leitura de  
252 absorvância, em espectrofotômetro (UVIKON 930) nos seguintes comprimentos de onda: 663  
253 nm, 645 nm e 480 nm. A área foliar foi medida no campo com aparelho de mensuração  
254 portátil (ADC Bio Scientific Leaf Area Meter – AM300), o contraste utilizado foi de 6,5 para  
255 todas as espécies e amostras.

### 256 *Análise Dados*

257 As análises estatísticas foram feitas no programa R (R Development Core Team  
258 2011), utilizando os pacotes Vegan (Oksanen *et al.* 2010), labdsv (Roberts 2007) e Tree  
259 (Ripley 2006), e foram distribuídas em três conjuntos de análises de modo a responder cada  
260 um dos objetivos específicos do trabalho.

### 261 **Atributos funcionais**

262 Para as análises de estrutura foram feitas distribuições de abundância das espécies  
263 dentro de classes diamétricas com todas as fases investigadas para representação gráfica da  
264 estrutura da população, além de determinação da densidade de cada grupo levantado  
265 (plântulas, juvenis e adultos), determinação da biomassa lenhosa acima do solo e da  
266 frequência da espécie. Para as análises de crescimento foram calculados os valores médios  
267 para os parâmetros altura, área basal e incremento foliar, que também foram representados  
268 graficamente, além de terem sido usados para calcular taxas de crescimento médio para as

269 espécies. Os dados de sobrevivência foram analisados de acordo com as taxas de mortalidade  
270 para cada espécie durante todo o período de observação em campo e a distribuição das  
271 abundâncias por espécies em cada nível de inundação foram descritas por meio da ordenação  
272 direta das parcelas em um gráfico composto de espécies. Os resultados encontrados para  
273 concentração de clorofila e área foliar foram descritos por meio dos valores médios por  
274 espécie.

### 275 **Variação funcional**

276 Investigou-se quinze atributos funcionais para cada uma das espécies alvo, divididos  
277 em características de estrutura, estabelecimento, crescimento e ecofisiológicas, os atributos  
278 investigados foram: as taxas de crescimento em altura e diâmetro, o incremento em folhas, a  
279 altura e o diâmetro à altura do peito (DAP) máximo dos indivíduos adultos, a biomassa  
280 lenhosa total e média, a densidade da madeira, a área foliar e a concentração de clorofila a, b e  
281 total, o peso de frutos e sementes, além do número de sementes por fruto. Com base nos  
282 dados levantados, montou-se uma matriz de atributos funcionais com os valores médios  
283 (Apêndice A) para cada atributo por espécie.

284 Na matriz de atributos funcionais foi feita uma padronização dos dados por colunas  
285 para que todos os traços tivessem média igual a zero e variância um, para guardar a  
286 correspondência de variação das diferentes grandezas dos atributos investigados. Para não  
287 perder a informação do traço funcional investigado quando da ausência de dados de uma  
288 espécie para determinado atributo foi feita a substituição da ausência do valor pela média da  
289 coluna do mesmo traço. Com a matriz funcional foi feita uma análise de componentes  
290 principais (PCA) para detectar o padrão de variação funcional das espécies e determinar quais  
291 atributos funcionais contribuíram mais para essa ordenação.

### 292 **Atributos funcionais e Inundação**

293 Para relacionar os atributos funcionais com a inundação montou-se uma matriz de  
294 associação entre a matriz de atributos funcionais e a abundância dos indivíduos por espécie  
295 por parcela. Com essa matriz de associação foi feita uma análise de escalonamento  
296 multidimensional não métrica (NMDS) com dois eixos e distância Bray-Curtis para  
297 investigação da captação de um padrão de organização das parcelas em relação à variação  
298 funcional. Posteriormente foi feita uma análise de regressão entre os eixos do NMDS e a  
299 inundação para testar essa variável ambiental como filtro ecológico dessas espécies no local  
300 estudado. A variação captada nos dois eixos do NMDS foi ainda utilizada para ordenação  
301 direta das parcelas em relação à abundância das espécies para observação do padrão de  
302 organização da comunidade investigada.

303 **Resultados**304 *Atributos funcionais*305 **Estrutura**

306 Dentre as espécies estudadas, foram contabilizados 4884 indivíduos para as três  
 307 classes investigadas com densidades distintas em cada uma delas, 2,22 plântulas m<sup>-2</sup>, 4900  
 308 indivíduos juvenis ha<sup>-1</sup> e 100 indivíduos adultos ha<sup>-1</sup> (Tabela 2). *Luehea cymulosa* foi a  
 309 espécie mais abundante com 35,31% entre os indivíduos investigados, seguida por *P.*  
 310 *trifoliata* com 26,68%, *C. latiloba* com 11,3% e *M. acaciifolium*, que foi a espécie menos  
 311 abundante com 0,88% (Tabela 3). A espécie com o maior número de indivíduos para  
 312 plântulas e juvenis foi *L. cymulosa*, seguida de *P. trifoliata* e *E. ovalifolia*, respectivamente,  
 313 no primeiro e segundo grupo. Para as adultas, a espécie mais abundante foi *C. latiloba*,  
 314 seguida por *H. spruceana*. A espécie que apresentou a maior biomassa lenhosa acima do solo  
 315 total foi *P. trifoliata* seguida de *E. ovalifolia* e *H. spruceana*, enquanto que *C. benthamii*  
 316 apresentou a menor (Tabela 2).

317

318 Tabela 2 – Densidade (número de indivíduos por área) e número de indivíduos (n) encontrados por espécie em cada  
 319 uma das classes etárias plântulas (< 15 cm de altura), juvenis (> 15 cm de altura e < 5 cm DCC) e adultas (> 1 m de  
 320 altura). Biomassa lenhosa acima do solo total por área (Mg ha<sup>-1</sup>) por espécie com seu respectivo desvio padrão.

Espécie	Indivíduos (n)			Densidade			Biomassa (Mg ha <sup>-1</sup> )
	Plântulas	Juvenis	Adultas	Plântulas (ind m <sup>2</sup> )	Juvenis (ind ha <sup>-1</sup> )	Adultas (ind ha <sup>-1</sup> )	
<i>C. latiloba</i>	307	88	157	0,19	550	39,25	0,14±0,01
<i>C. pentandra</i>	464	30	1	0,29	180	0,25	1,14
<i>C. benthamii</i>	41	11	19	0,02	60	4,75	0,08 ±0,03
<i>E. ovalifolia</i>	0	99	25	0	610	6,25	1,97 ±0,40
<i>L. cymulosa</i>	1305	349	70	0,81	2180	17,5	0,63 ±0,09
<i>M. acaciifolium</i>	10	26	7	0,01	160	1,75	0,28 ±0,12
<i>H. spruceana</i>	42	54	150	0,03	330	37,5	1,92 ±0,09
<i>H. corymbosa</i>	135	70	14	0,08	430	3,5	0,09 ±0,06
<i>P. trifoliata</i>	1211	40	52	0,76	250	13	3,52 ±0,46
<i>T. barbata</i>	34	13	60	0,02	80	15	1,42 ±0,11
Total	3549	780	555	2,22	4900	100	*

321

322 A distribuição dos indivíduos em classes etárias para cada espécie não foi homogênea,  
 323 como, por exemplo, para *C. pentandra* e *H. corymbosa* com mais de 90% dos indivíduos na  
 324 fase de plântula (Tabela 3) e a estrutura da população foi bastante variável entre as espécies  
 325 (Figura 1). Todas as espécies apresentaram um grande número de plântulas, pouco ou nenhum  
 326 indivíduo nas classes de maior tamanho, e variaram nas fases intermediárias, com exceção de

327 *E. ovalifolia* para a qual não foi contabilizada nenhuma plântula. As espécies *C. pentandra*, *H.*  
 328 *corymbosa*, *L. cymulosa* e *P. trifoliata* apresentaram poucos ou nenhum indivíduo nas  
 329 maiores classes diamétricas. Comparativamente, *C. latiloba* e *C. benthamii* apresentaram um  
 330 padrão decrescente na estrutura e para *C. latiloba* não foi contabilizado nenhum indivíduo  
 331 com DAP > 30 cm. As espécies *M. acaciifolium*, *E. ovalifolia*, *H. spruceana* e *T. barbata*  
 332 mostraram uma distribuição com padrão mais inesperado, muitos representantes na classe  
 333 juvenil e alguns, menos frequente, na classe de maior DAP; porém, enquanto que para *M.*  
 334 *acaciifolium* (sem indivíduos nas classes de 0 a 20 cm de DAP) e *E. ovalifolia* (2,42% nas  
 335 classes de 0 a 10 e 2,42% 10 a 20 cm de DAP) houve um vazio de representantes nas classes  
 336 intermediárias, para *H. spruceana* (de 6,91% na classe de 20 a 30 para 12,6% na > 30 cm de  
 337 DAP) e *T. barbata* (de 7,55% na classe de 0 a 10 para 29,25% na de 10 a 20 cm de DAP)  
 338 parece haver um aumento repentino de indivíduos para estas mesmas classes.

339

340

341

342

Tabela 3 – Abundância (%) dos indivíduos em cada uma das classes etárias investigadas. Classes diamétricas medidas em indivíduos adultos, intervalos baseado nos valores de diâmetro a altura do peito (DAP). Frequência(%) total dos indivíduos em relação ao total de indivíduos inventariados.

Espécie	Plântulas (%)	Juvenis (%)	Classes Diamétricas (%)				Total (%)
			0 -10	10 - 20	20 - 30	>30	
<i>C. latiloba</i>	55,62	15,94	25,72	1,99	0,72	0	11,30
<i>C. pentandra</i>	93,74	6,06	0	0	0	0,20	10,14
<i>C. benthamii</i>	57,75	15,49	18,31	4,23	2,82	1,41	1,45
<i>E. ovalifolia</i>	0,00	79,84	2,42	2,42	1,61	13,71	2,54
<i>H. spruceana</i>	17,07	21,95	26,42	15,04	6,91	12,60	5,04
<i>H. corymbosa</i>	61,64	31,96	5,02	0,46	0,91	0	4,48
<i>L. cymulosa</i>	75,70	20,24	3,02	0,12	0,46	0,46	35,31
<i>M. acaciifolium</i>	23,26	60,47	0	0	4,65	11,63	0,88
<i>P. trifoliata</i>	92,94	3,07	0,77	0,54	1,23	1,46	26,68
<i>T. barbata</i>	32,08	12,26	7,55	29,25	12,26	6,60	2,17

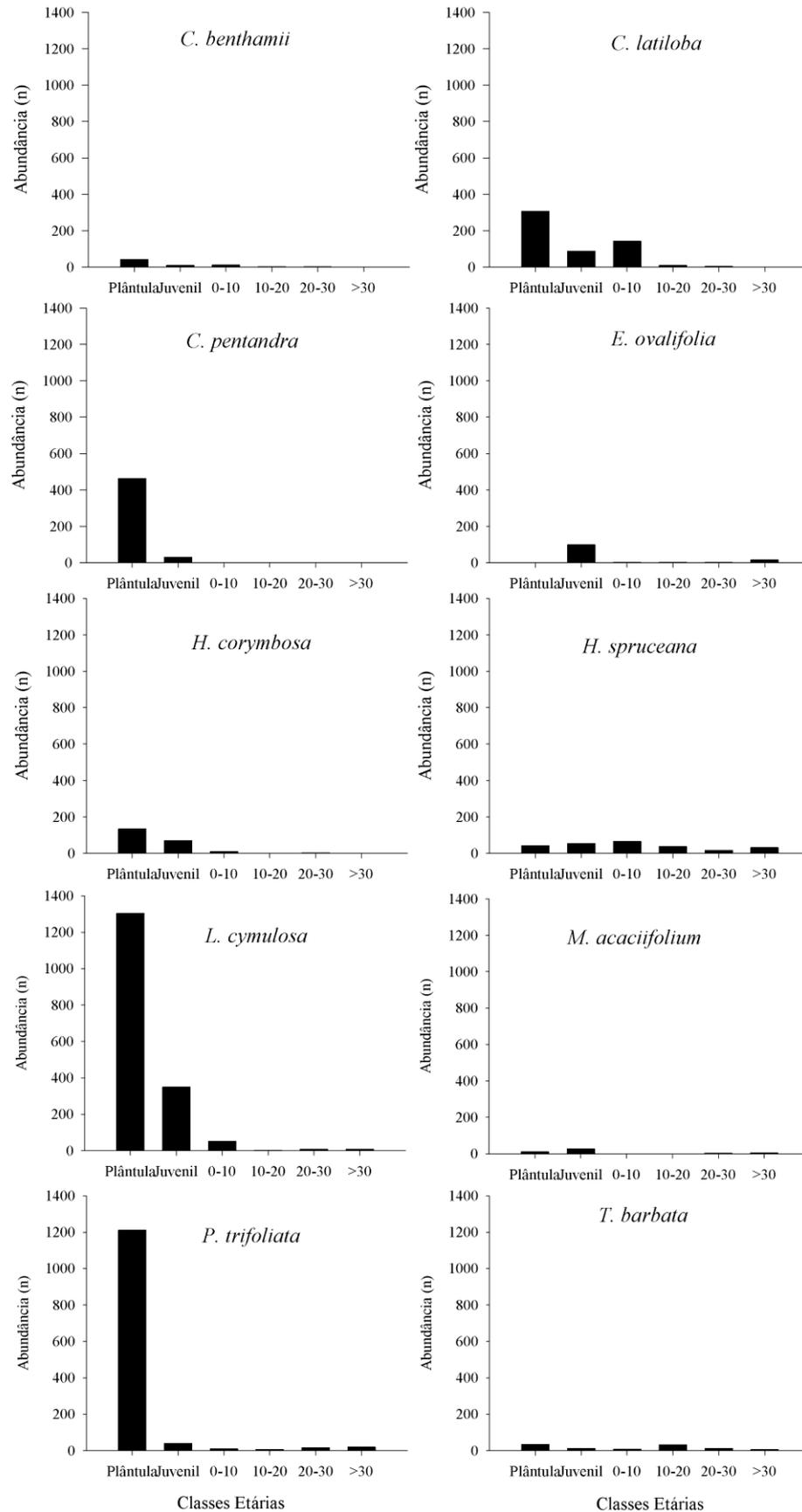
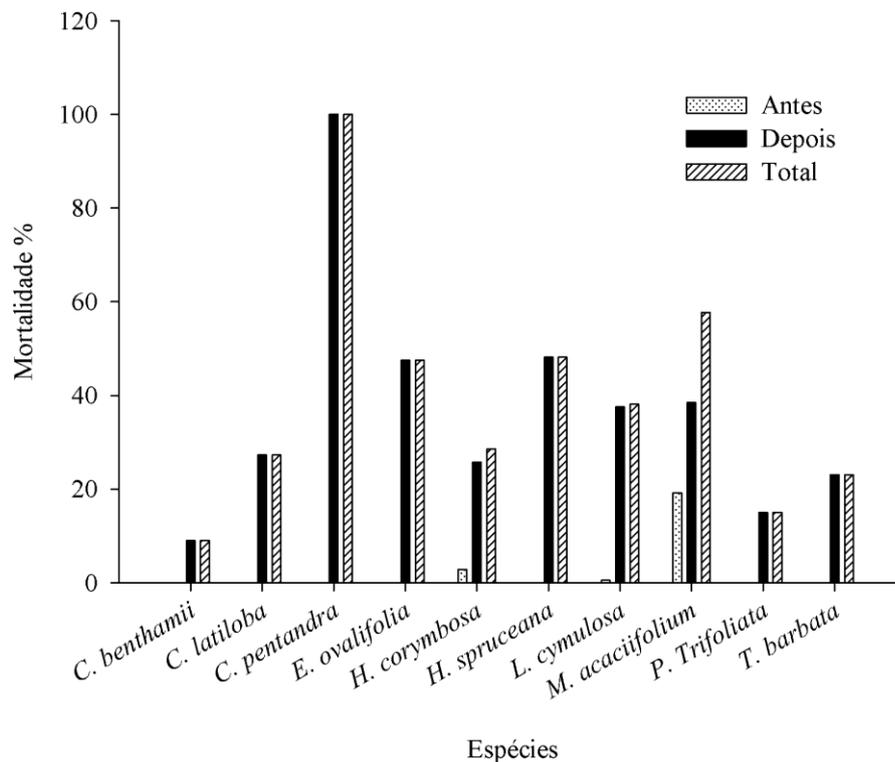


Figura 1 – Estrutura da população para cada espécie estudada, abundância de indivíduos (n) distribuídos em classes etárias, plântulas (<15 cm de altura), juvenis (>15 cm de altura e < 5 DCC) e adultas, subdivididos em quatro intervalos de classes de diâmetro a altura do peito (DAP).

343  
344  
345  
346  
347

### 348 Sobrevivência e Crescimento

349 Dos 780 indivíduos juvenis marcados inicialmente apenas 475 sobreviveram à fase de  
 350 alagamento (período de 131 dias), perfazendo 39,10% de mortalidade. As únicas espécies  
 351 com registro de mortalidade antes da fase de alagamento foram *H. corymbosa*, *L. cymulosa* e  
 352 *M. acaciifolium* (período de março a maio de 2011). Após a inundação todas as espécies  
 353 sofreram mortalidade com destaque para *C. pentandra* com 100%, e *H. spruceana* com  
 354 48,14% e *E. ovalifolia* com 47,47% (Figura 2).



355

356 Figura 2 – Taxa de mortalidade (%) total, antes e depois do período de 131 dias de  
 357 alagamento para os juvenis (> 15 cm de altura e < 5 cm DCC) de dez espécies arbóreas da  
 358 várzea.

359

360 O crescimento dos indivíduos juvenis durante o monitoramento de duas fases  
 361 terrestres consecutivas (março a novembro de 2011) foi mais regular para área basal do que  
 362 para altura (Figura 3). Para a maioria das espécies não houve crescimento em altura e área  
 363 basal entre os dois períodos de observação, e algumas delas até diminuem em área basal após  
 364 o período de alagamento, uma vez que foi registrada uma média menor para esse parâmetro  
 365 quando do início da segunda fase do monitoramento. Devido à mortalidade não foi possível  
 366 monitorar *C. pentandra* após o período de alagamento. O incremento médio em número de  
 367 folhas foi maior para quase todas as espécies após a fase de alagamento do que antes desta  
 368 fase (Figura 4).

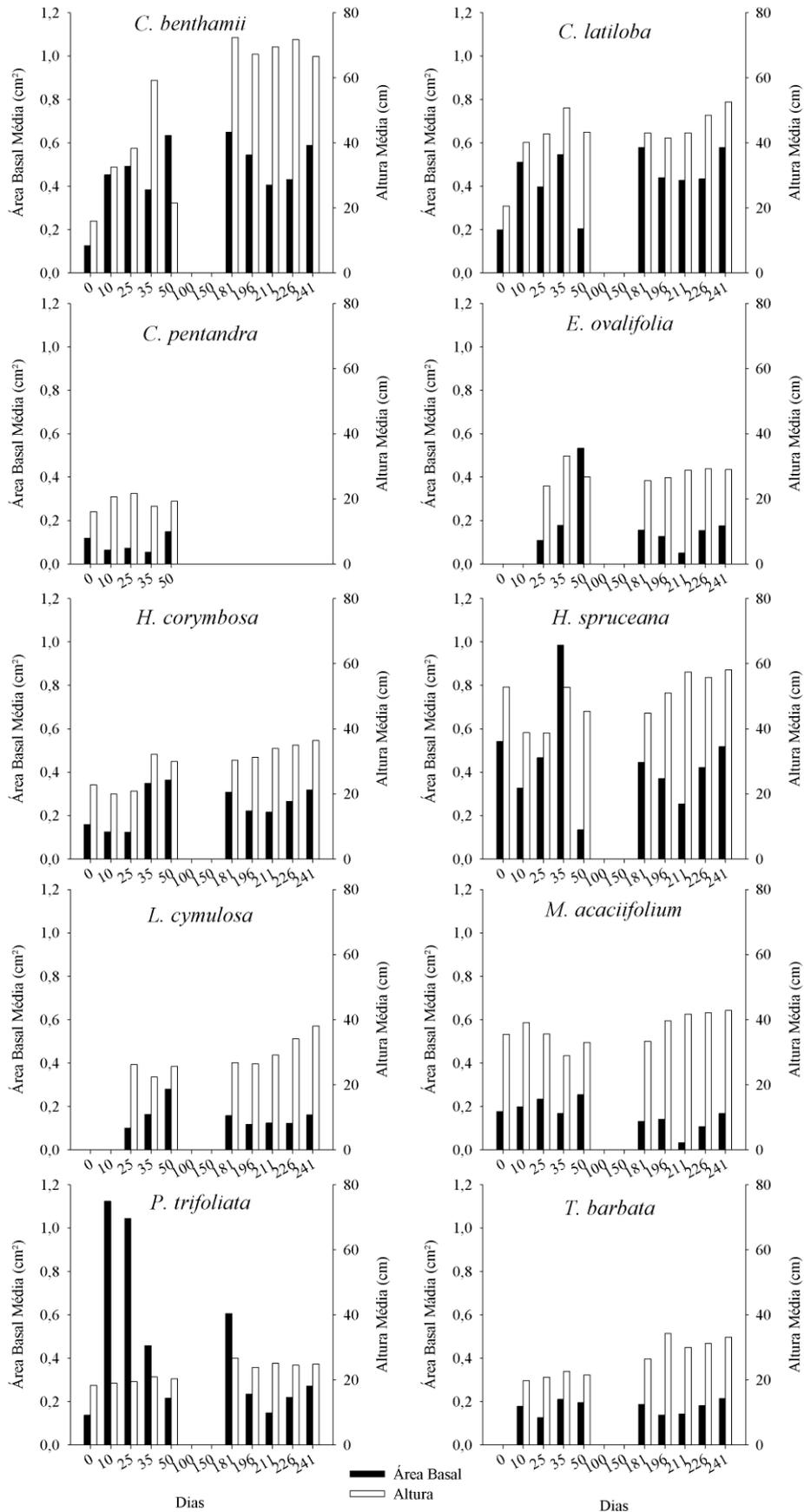
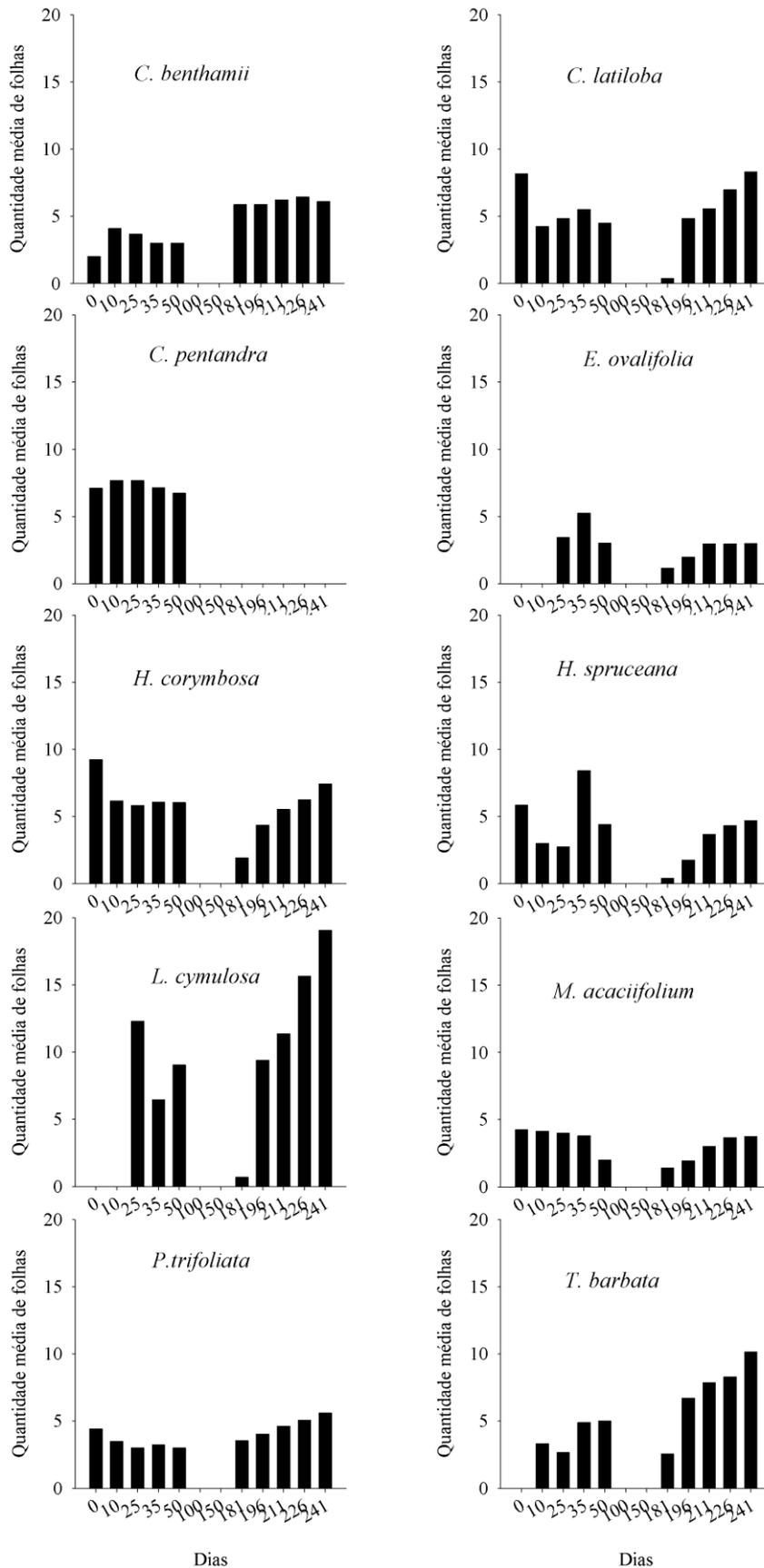


Figura 3 – Média de altura (cm) e área basal (cm²) de indivíduos juvenis (> 15 cm de altura e < 5 cm DCC) no decorrer de 241 dias de observação (março a novembro de 2011) para dez espécies arbóreas de várzea.

369  
370  
371  
372



373  
374  
375  
376

Figura 4 – Incremento médio em quantidade de folhas para indivíduos juvenis (> 15 cm de altura e < 5 cm DCC) no decorrer de 241 dias de observação (março a novembro de 2011) para dez espécies arbóreas de várzea.

377 **Frutos e Sementes**

378 Foram analisados ao todo 906 diásporos (entre frutos e sementes) pertencentes às seis  
379 espécies para as quais a coleta foi possível. As médias e seus respectivos erros padrões estão  
380 apresentados na Tabela 4. A espécie que apresentou os maiores frutos foi *T. barbata*, e os  
381 frutos mais pesados foram encontrados para *C. benthamii* e *E. ovalifolia*. As sementes mais  
382 pesadas foram de *E. ovalifolia* e as maiores foram de *H. spruceana* e *T. barbata*. *Cecropia*  
383 *latiloba* apresentou o maior número de sementes por infrutescência.

384 Tabela 4 – Morfometria (comprimento, largura, espessura e circunferência), massa fresca de diásporos (frutos e sementes) e número de sementes por fruto (Sementes Frutos<sup>-1</sup>)  
 385 para seis espécies arbóreas de várzea. Valores médios seguidos de seus erros padrões (±). Comp. = comprimento; Ø = circunferência.

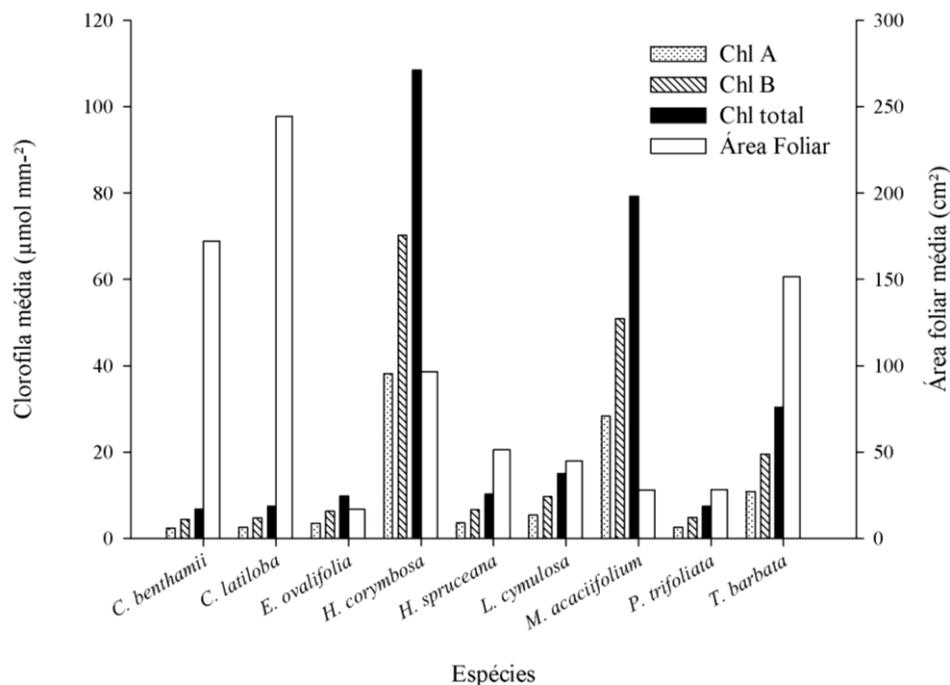
Espécie	Frutos			Sementes				Sementes Frutos <sup>-1</sup>
	Peso (g)	Comp. (mm)	Ø (mm)	Peso (g)	Comp. (mm)	Largura (mm)	Espessura (mm)	
<i>C. benthamii</i>	269,45 ±105,82	80,18 ±11,94	76,69 ±9,66	0,3 ± 0,08	9,29 ± 1,15	9 ± 0,99	4,79 ± 0,65	83,77 ± 30,25
<i>C. latiloba</i>	30,72 ±8,32*	189,61 ±25,68*	16,35 ±1,85*	0,13±0,024**	-	-	-	4115,77±1093**
<i>E. ovalifolia</i>	174,45 ±72,39	-	-	18,74 ±2,54	-	-	-	-
<i>H. spruceana</i>	42,4 ±18,22	47,21 ±10,32	46,21 ±8,67	5,62 ±2,29	39,50 ± 4,28	23,37 ± 2,18	17,20 ± 1,46	3 ± 0
<i>M. acaciifolium</i>	7,88 ±2,85	8,34 ±1,59	49,12 ±5,61	5,32 ±0,73	36,98 ± 2,69	32,37 ± 3,92	6,09 ± 1,17	1 ± 0
<i>T. barbata</i>	120,47 ±31,53	351,44 ± 53,64	25,99 ±2,78	0,31 ±0,14	38,51 ± 7,77	16,15 ± 2,2	2,59 ± 0,72	69,84 ± 19,40

386 \*Medidas da infrutescência. \*\* Estimativas feitas através do peso de 100 sementes.

387 **Área foliar e Clorofila**

388 Para todas as espécies para as quais foi realizada a extração de pigmentos  
 389 cloroplastídicos a quantidade de clorofila b foi maior que a quantidade de clorofila a (Figura  
 390 5). As espécies *H. corymbosa* e *M. acaciifolium* apresentaram uma quantidade de clorofila a,  
 391 b e total significativamente maior que as demais espécies. Além disto, o resultado da análise  
 392 de variância (ANOVA) mostrou que os valores de concentração de clorofila entre as espécies  
 393 foram significativamente diferentes para clorofila a (F value = 2,51 e p = 0,03), b (F value =  
 394 2,58e p = 0,02) e total (F value = 2,55e p = 0,03). Os valores similares nos resultados da  
 395 análise de variância entre os diferentes tipos de clorofila ocorrem devido à alta correlação  
 396 entre essas variáveis, quase 100% de correlação. E as espécies *C. benthamii*, *C. latiloba* e *T.*  
 397 *barbata* foram as espécies com a maior média de área foliar (Figura 5). O resultado da análise  
 398 de variância (ANOVA) para o grupo de espécies em relação à área foliar foi forte e  
 399 significativamente diferente (F value = 10.47e p <0,001).

400



401

402 Figura 5 – Quantidade média de clorofila (Chl) a, b e total (µmol mm<sup>-2</sup>) e área foliar média  
 403 (cm<sup>2</sup>) para indivíduos juvenis (> 15 cm de altura e < 5 cm DCC) de nove espécies da várzea.

404

405 O resultado também evidenciou uma relação contrária entre quantidade de clorofila e  
 406 área foliar. As espécies com a maior área foliar também foram as que tiveram a menor  
 407 concentração de clorofila, *C. benthamii* e *C. latiloba*, e a relação inversa também foi

408 verdadeira, onde espécies com pequenas áreas foliares apresentaram a maior concentração de  
409 clorofila, como *H. corymbosa* e *M. acaciifolium*.

#### 410 *Variação funcional*

411 A análise de componentes principais (PCA) (Figura 6) para espécies baseada na matriz  
412 de atributos funcionais explicou 55% da variação funcional nos dois primeiros eixos de  
413 ordenação. O primeiro eixo de ordenação da PCA explica 31,83% da similaridade entre as  
414 espécies enquanto o segundo eixo explica 23,45%. O primeiro eixo da PCA foi fortemente e  
415 significativamente relacionado com o atributo taxa de crescimento em altura ( $r^2 = 0,70$  e  $p =$   
416  $0,001$ ) e altura máxima ( $r^2 = 0,65$  e  $p = 0,003$ ); observou-se ainda uma relação mais fraca com  
417 área foliar ( $r^2 = 0,47$  e  $p = 0,01$ ), densidade da madeira ( $r^2 = 0,40$  e  $p = 0,03$ ), taxa de  
418 crescimento em diâmetro ( $r^2 = 0,36$  e  $p = 0,04$ ) e peso de semente ( $r^2 = 0,26$  e  $p = 0,07$ ). O  
419 segundo eixo se relacionou fortemente com clorofila a, b e total ( $r^2 = 0,56$  e  $p = 0,008$ ;  $r^2 =$   
420  $0,56$  e  $p = 0,008$ ;  $r^2 = 0,55$  e  $p = 0,008$ ; respectivamente) e mais fracamente com biomassa  
421 total ( $r^2 = 0,51$  e  $p = 0,01$ ) e diâmetro à altura do peito (DAP) máximo ( $r^2 = 0,39$  e  $p = 0,03$ ).  
422 A PCA demonstra a formação de um gradiente de substituição de espécies a partir de espécies  
423 de *C. pentandra*, *E. ovalifolia* e *P. trifoliata*, espécies tardias, para *C. latiloba* e *C. benthamii*,  
424 pioneira e secundária inicial, respectivamente, com a separação em outro extremo de *H.*  
425 *corymbosa* e *M. acaciifolium*, secundárias tardias.

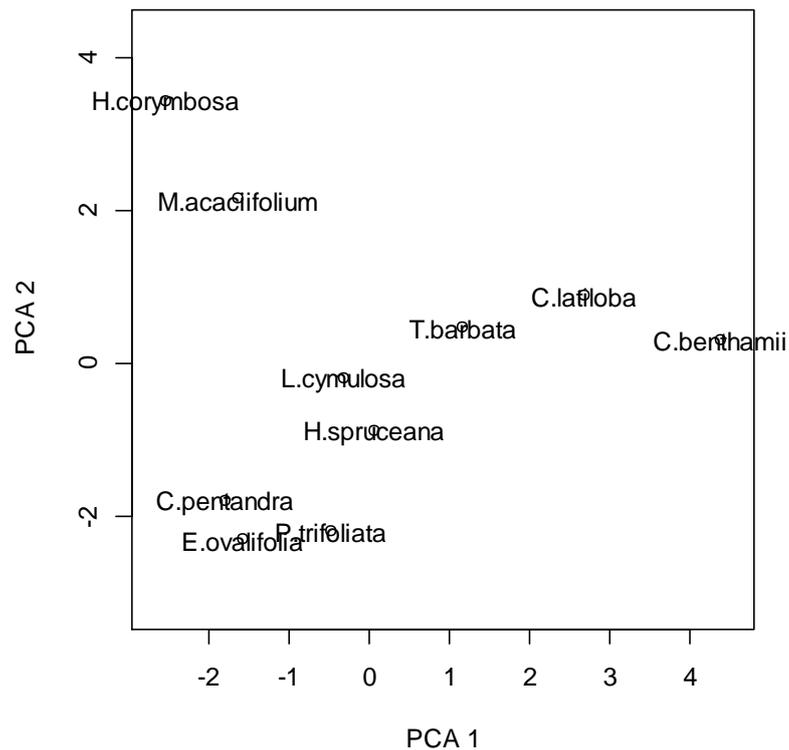


Figura 6 – Análise de componentes principais (PCA) baseada na matriz de atributos funcionais para dez espécies arbóreas de várzea.

426

427

428

429

430

431

432

433

434

435

436

437

438

439

440

441

As variáveis significativamente relacionadas com o primeiro eixo de ordenação foram fortemente correlacionadas entre si. A taxa de crescimento em altura foi negativamente e fortemente correlacionada com altura máxima (0,68) e positivamente e fortemente correlacionada com taxa de crescimento em diâmetro (0,65), enquanto o atributo densidade da madeira se correlacionou negativamente com altura máxima (0,55) e positivamente com taxa de crescimento em altura (0,57), os atributos área foliar e peso de semente também foram correlacionados entre si negativamente e fortemente (0,69). Enquanto que entre as variáveis relacionadas com o segundo eixo de ordenação somente alguns atributos foram significativamente e fortemente correlacionadas, são eles: clorofila a, b e total foram positivamente e fortemente correlacionados entre si (1,00); o atributo DAP máximo não se correlacionou com biomassa total, embora tenha se correlacionado positivamente com biomassa média (0,89).

442

#### *Atributos funcionais e Inundação*

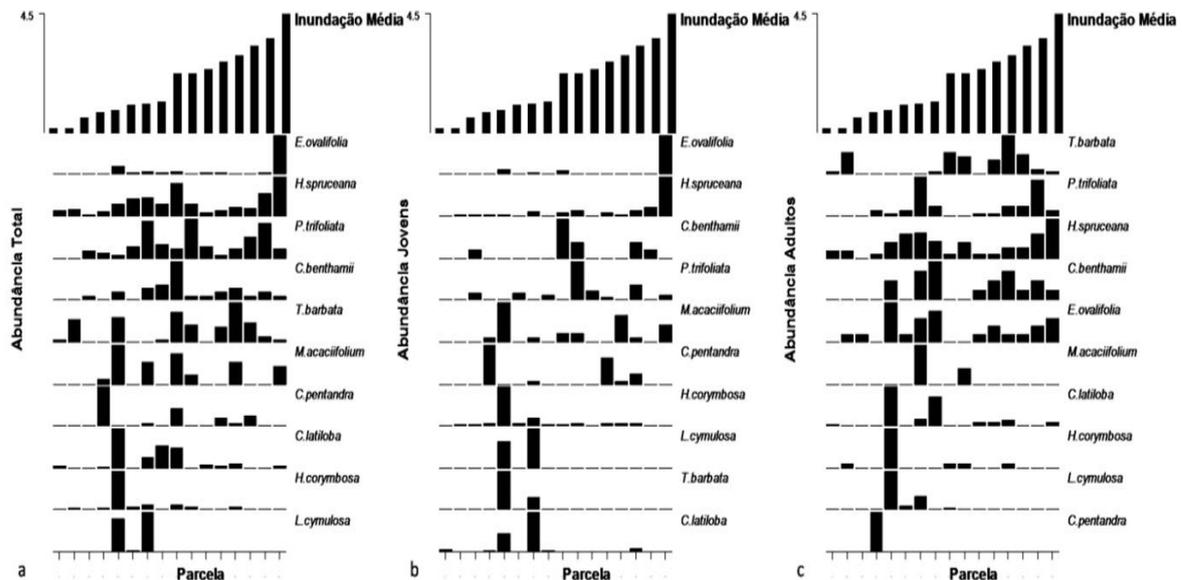
443

444

445

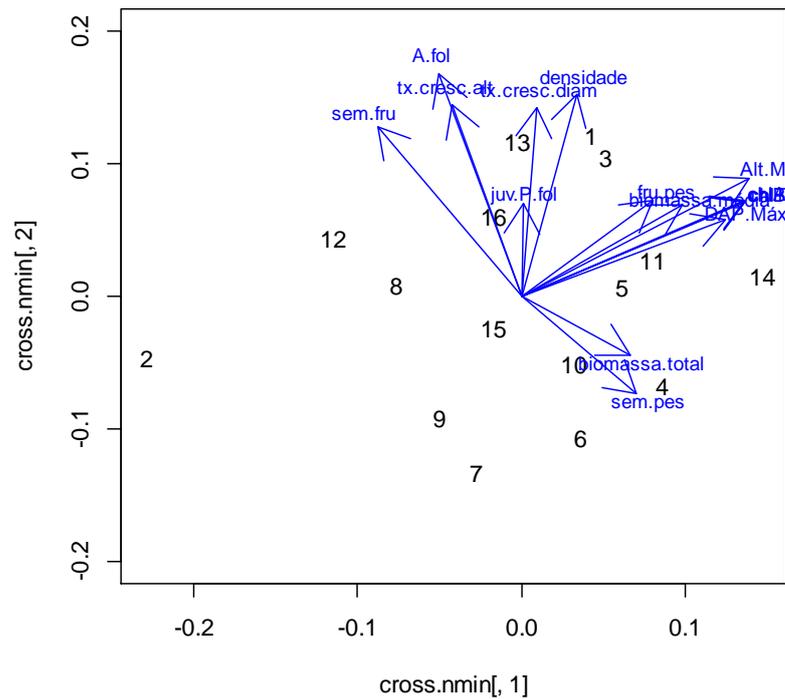
A abundância das espécies nas parcelas mostra uma ordenação das mesmas ao longo do gradiente de inundação (Figura 7), principalmente para os indivíduos jovens. *E. ovalifolia* e *H. spruceana* apresentaram uma abundância maior nos níveis de inundação de 4,5 m na fase

446 juvenil, enquanto *H. corymbosa*, *C. latiloba*, *L. cymulosa* e *T. barbata* foram mais abundantes  
 447 nas cotas menores, próximas de 2,5 m de inunda o. J  *P. trifoliata*, *C. benthamii*, *C.*  
 448 *pentandra* e *M. acaciifolium* mostram uma distribui o de abund ncia mais homog nea ao  
 449 longo do gradiente de inunda o para esta mesma fase. A distribui o das esp cies no  
 450 gradiente se modifica na fase adulta, quando as esp cies j  est o estabelecidas. Nota-se uma  
 451 mudan a na abund ncia de *C. pentandra* e *M. acaciifolium* para as cotas mais baixas de  
 452 inunda o e de *T. barbata* para as cotas mais altas, al m de que as demais esp cies  
 453 apresentam uma distribui o com relativa homogeneidade ao longo do gradiente de inunda o  
 454 tamb m nesta fase.  
 455



456  
 457 Figura 7 – Gr fico composto de esp cies ordenadas em fun o do gradiente de inunda o baseado na  
 458 abund ncia (n) das esp cies por parcela, separada em abund ncia total dos indiv duos (a), abund ncia dos  
 459 indiv duos jovens (b) e dos adultos (c). Gradiente de inunda o baseado em valores m dios de inunda o  
 460 para cada parcela que variou de 1,5 m a 4,5 m de altura da coluna de  gua.  
 461

462 A an lise de escalonamento multidimensional n o m trico (NMDS) (Figura 8),  
 463 baseada na matriz de associa o entre a matriz de atributos funcionais e a abund ncia dos  
 464 indiv duos por esp cie por parcela em duas dimens es de ordena o, mostra uma forte  
 465 separa o das parcelas em rela o aos atributos peso de sementes e n mero de sementes por  
 466 fruto em dire es opostas do mesmo eixo de varia o. No outro eixo de varia o quase  
 467 perpendicular ao primeiro a separa o das parcelas se d  principalmente devido aos atributos  
 468 funcionais peso de frutos, clorofila a, b e total, biomassa m dia e total, e altura e DAP  
 469 m ximo, atributos que s o fortemente correlacionados entre si. A regress o entre os eixos do  
 470 NMDS e a inunda o m dia e m xima n o foi significativa.



471  
472  
473  
474  
475  
476  
477  
478  
479  
480  
481

Figura 8 – Análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) da matriz de associação de parcelas com atributos funcionais. Legenda: sem.fru = número de sementes por fruto; A.fol = média de área foliar; tx.cresc.alt = taxa de crescimento em altura; tx.cresc.diam = taxa de crescimento em diâmetro; densidade = densidade da madeira; juv.P.fol = produção de folhas novas em juvenis; fru.pes = média de peso do fruto; sem.pes = média de peso da semente; biomassa.media = média de biomassa por espécie; biomassa.total = valor total da biomassa por espécie; Alt.Máx = altura máxima; DAP.Máx = diâmetro a altura do peito máximo; chlA = clorofila a; chlB = clorofila b; chlT = clorofila total.

## 482 **Discussão**

### 483 *Atributos Funcionais*

#### 484 **Estrutura**

485 As espécies pertencentes a diferentes estádios sucessionais costumam ser encontradas  
486 em uma mesma área, mas com uma abundância relativa distinta (Wittmann *et al.* 2004,  
487 2006a). Geralmente as espécies indicadoras da sere sucessional em que a floresta se encontra  
488 são mais abundantes que as demais (Wittmann *et al.* 2004, 2006a). Em conformidade com o  
489 esperado, devido à área de estudo ser classificada como uma floresta secundária, a espécie  
490 mais abundante entre as investigadas foi uma espécie do estágio secundário, *L. cymulosa*,  
491 porém as demais espécies secundárias, *C. benthamii*, *M. acaciifolium* e *H. corymbosa*, foram  
492 as menos abundantes no local de estudo. Por outro lado, *P. trifoliata*, espécie considerada  
493 como tardia (Worbes *et al.* 1992; Parolin *et al.* 2002; Wittmann *et al.* 2004), e *C. latiloba*,  
494 considerada como pioneira (Parolin *et al.* 2002; Parolin 2003; Wittmann *et al.* 2004) foram as

495 segundas mais abundantes resultado inesperado para o local de estudo. Apenas entre os  
496 adultos, *L. cymulosa* passa a ser a terceira espécie mais abundante antecedida de *C. latiloba* e  
497 *H. spruceana*, espécie tardia (Wittmann *et al.* 2002). Essa diferença entre as abundâncias  
498 esperadas e encontradas na a área de estudo pode ser explicado pela teoria do equilíbrio  
499 dinâmico descrito por Grubb (1977). Indicando que o local esteja seguindo para o próximo  
500 estágio da sere sucessional, tardio, onde as espécies indicadoras desses tipos florestais se  
501 tornam mais abundantes, o que justificaria a elevada abundância de espécies tardias na região.  
502 Por sua vez o elevado número de indivíduos pioneiros pode ser uma resposta a pequenas  
503 perturbações locais que ocasionam a existência de clareiras e induzem o recomeço da sere  
504 sucessional nessas áreas.

505 As espécies tardias tendem a acumular mais biomassa que as espécies pioneiras em  
506 consequência de características típicas dessas espécies como ciclo de vida longo, crescimento  
507 lento (Pianka 1970; Swaine & Whitmore 1988), o que proporciona um maior período de  
508 ganho de biomassa, e elevadas taxas de densidade da madeira, atributo intimamente  
509 relacionado com acúmulo de biomassa (Wiemann & Willionson 1989; Woodcock 2000). O  
510 que foi bastante condizente com os resultados encontrados no presente estudo, visto que *P.*  
511 *trifoliata* espécie classicamente tardia segundo a literatura apresentou consideravelmente a  
512 maior quantidade de biomassa (3,52 Mg ha<sup>-1</sup>), as demais espécies tardias também  
513 apresentaram grandes quantidades de biomassas. Enquanto, as espécies pioneira e secundárias  
514 apresentaram pouca quantidade de biomassa, por exemplo *C. benthamii* (0,08 Mg ha<sup>-1</sup>), *H.*  
515 *corymbosa* (0,09 Mg ha<sup>-1</sup>) e *C. latiloba* (0,14 Mg ha<sup>-1</sup>), o que é resultado da estratégia de vida  
516 dessas espécies.

517 Inferências sobre o comportamento regenerativo da espécie podem ser feitas por meio  
518 de comparações entre o número de plântulas, juvenis e adultos. Oliveira Wittmann e  
519 colaboradores (2007b) encontraram diferentes comportamentos regenerativos nos diferentes  
520 estádios sucessionais. Altas taxas de mortalidade na regeneração indicam que a estratégia de  
521 estabelecimento para essas espécies é de um elevado investimento no número de plântulas,  
522 estratégia comumente associada às espécies pioneiras ou r estrategistas (Pianka 1970; Swaine  
523 & Whitmore 1988), portanto esperada para *C. latiloba*, mas não para as demais espécies  
524 investigadas pertencentes aos outros estádios sucessionais. Ao se comparar, para cada espécie,  
525 o número de plântulas, juvenis e adultos no presente estudo percebe-se que nem todas as  
526 espécies possuem uma proporção esperada, a razão entre plântulas – juvenis – adultos para o  
527 conjunto de espécies analisadas é de 100 – 22,07 – 0,45, indicando uma taxa de mortalidade  
528 no processo regenerativo para essas espécies de no mínimo 99,55%, sendo que a única

529 espécie que apresentou uma mortalidade menor que 90% ao longo desse processo foi *H.*  
530 *spruceana*, com uma taxa de 85,58% e razão de plântulas – juvenis – adultos de 100 – 126,92  
531 – 14,42. O comportamento regenerativo dessas espécies no local estudado indica que o  
532 recrutamento para as fases iniciais do ciclo de vida dessas espécies é contínuo, enquanto que  
533 nas fases mais tardias é mais restrito dependendo provavelmente do período de alagamento e  
534 das diferenças interanuais do regime de inundação. Além do que também não podemos  
535 descartar a influência de outros fatores, como por exemplo, herbivoria e patógenos.

536 A estrutura da população para as espécies investigadas não foi homogênea, traço que  
537 corrobora a existência de diferentes estratégias regenerativas entre estádios sucessionais  
538 distintos, tal qual encontrado por Oliveira Wittmann e colaboradores (2007b). Porém as  
539 espécies não se comportaram de maneira similar dentro de um mesmo estágio sucessionais já  
540 descritos na literatura, como, por exemplo, *C. benthamii*, espécie secundária inicial, apresenta  
541 um padrão populacional similar ao de *C. latiloba*, pioneira. A ausência de indivíduos nas  
542 maiores classes diamétricas na estrutura da população dessas espécies pode ser um indicativo  
543 de um ciclo de vida curto, característica associada às espécies pioneiras e já observada nessas  
544 espécies (Worbes *et al.* 1992). Marinho e colaboradores (2010), com levantamentos feitos na  
545 Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM) para quatro espécies arbóreas  
546 diferentes das investigadas no presente estudo (*Ocotea cymbarum*, *Guarea guidonia*,  
547 *Sterculia apetala* e *Hura crepitans*), descreveram distribuições similares em classes  
548 diamétricas por espécies às descritas neste estudo. Percebe-se que *O. cymbarum* e *G. guidonia*  
549 não possuem indivíduos presentes nas maiores classes diamétricas, padrão similar ao  
550 encontrado para *C. pentandra*, *H. corymbosa*, *L. cymulosa* e *P. trifoliata*, que possuem poucos  
551 representantes nessas classes diamétricas. Por outro lado *H. crepitans* possui uma distribuição  
552 mais ampla, com representantes em quase todas as classes diamétricas, similar ao padrão  
553 encontrado para *H. spruceana* e *T. barbata*. Por sua vez, *S. apetala* se assemelhou a *E.*  
554 *ovalifolia* e *M. acaciifolium*, com uma distribuição mais desproporcionada ao longo das  
555 classes diamétricas. As espécies investigadas no referido estudo são classificadas geralmente  
556 dentro dos estádios tardios da sucessão florestal (Wittmann *et al.* 2010a), *H. crepitans* e *C.*  
557 *pentandra*, por exemplo, são classificadas como espécies tardias de várzea alta (Wittmann *et*  
558 *al.* 2006a), porém possuem distribuição nas classes diamétricas com padrões diferentes entre  
559 si. Essas características divergentes na estrutura populacional entre espécies do mesmo  
560 estágio sucessionais nos ambientes de várzea corrobora a hipótese de uma forte pressão  
561 seletiva do pulso de inundação no processo regenerativo desses ambientes alagáveis.

562 Os dados de estrutura das espécies investigadas sugerem que as espécies *C. latiloba*,  
563 *C. pentandra*, *L. cymulosa* e *P. trifoliata* possuem estratégia de estabelecimento e um padrão  
564 populacional mais próximo das espécies conhecidas como pioneiras. Enquanto as demais  
565 espécies, *C. benthamii*, *H. spruceana*, *T. barbata*, *E. ovalifolia*, *M. acaciifolium* e *H.*  
566 *corymbosa*, mais próximo de espécies tardias. Classificação comum para algumas espécies,  
567 como *C. latiloba*, e incomum para outras, ao exemplo de *P. trifoliata*, o que corrobora a  
568 necessidade da utilização de múltiplos atributos para a classificação de espécies em um grupo  
569 funcional.

### 570 **Sobrevivência e Crescimento**

571 A composição de espécies de uma área é fortemente influenciada pelo estabelecimento  
572 de novos indivíduos no ambiente. As adaptações para o estabelecimento são importantes para  
573 esses ambientes alagáveis e muitas dessas adaptações já foram descritas (por exemplo: Parolin  
574 2003; Parolin *et al.* 2004; Ferreira *et al.* 2005; Oliveira Wittmann *et al.* 2007a; Piedade *et al.*  
575 2010b), sendo o crescimento extremamente importante para a manutenção dos indivíduos  
576 jovens e, conseqüentemente, das espécies. A alta taxa de mortalidade encontrada após a fase  
577 de inundação para algumas espécies evidencia a ideia da importância das adaptações à fase de  
578 alagamento, por exemplo, *C. pentandra*, cuja mortalidade de plântulas e juvenis atingiu  
579 100%, logo após a emergência na fase terrestre. A esta espécie também é associada uma baixa  
580 densidade e uma distribuição preferencial nas áreas topograficamente mais elevadas da  
581 várzea. No presente estudo foi encontrado apenas um indivíduo adulto em quatro hectares e  
582 em outro trabalho feito na várzea estuarina no Amapá, em uma área topograficamente mais  
583 elevada os autores encontraram oito indivíduos em um hectare (Pinedo-Vasquez *et al.* 2001).  
584 Porém, diferenças nos regimes de inundação entre as áreas e, principalmente, o efeito da maré  
585 diária na várzea estuarina podem exercer uma pressão mais forte, explicando a diferença nas  
586 densidades encontradas para essa espécie em diferentes áreas da Bacia Amazônica. Além  
587 disto, a taxa de crescimento em altura para essa espécie (crescimento médio 5 cm mês<sup>-1</sup>) pode  
588 não ter sido suficiente para a espécie conseguir escapar da submersão total, fato que na fase de  
589 plântula e juvenil não foi tolerado pela espécie em um período superior a quatro meses como  
590 observado no presente estudo.

591 As espécies do estágio pioneiro da sere sucessional são fortemente caracterizadas  
592 pelas altas taxas de crescimento (Swaine & Whitmore 1988; Parolin 2003), traço funcional  
593 observado em *C. latiloba* (crescimento médio de 30 cm mês<sup>-1</sup> antes e 10 cm mês<sup>-1</sup> depois da  
594 submersão), que apresentou um dos maiores crescimentos em altura dentre as espécies  
595 estudadas. Entretanto, *C. benthamii* (35 cm mês<sup>-1</sup> antes e 5 cm mês<sup>-1</sup> depois) também

596 apresentou elevadas taxas de crescimento, chegando até a superar as taxas de *C. latiloba*,  
597 evidenciando uma aproximação funcional dessa espécie com características de pioneiras. Essa  
598 elevada taxa de crescimento no período anterior a inundação corrobora a estratégia de fuga da  
599 submersão para *C. latiloba*, quando a espécie investe em um rápido crescimento em altura  
600 para escapar da submersão total (Parolin 2003). Diferenças de crescimento entre os períodos  
601 antes e depois da inundação também foram observadas em outras espécies, *C. benthamii* e *H.*  
602 *corymbosa* (15 cm mês<sup>-1</sup> antes e 5 cm mês<sup>-1</sup> depois), e sugere que essas podem compartilhar  
603 da mesma estratégia de estabelecimento de *C. latiloba*, principalmente *C. benthamii* que  
604 apresentou taxas de crescimento muito similares.

605         Devido às condições restritivas da várzea em virtude do regime de inundação, as  
606 espécies têm seu crescimento limitado à fase terrestre (Parolin *et al.* 2010a), esse fato justifica  
607 o elevado crescimento no período anterior do alagamento, como já mencionado, e a retomada  
608 do crescimento na fase posterior. O maior crescimento no período posterior ao alagamento  
609 também sugere que esse período de submersão pode funcionar como um disparo para o  
610 crescimento dessas espécies. Porém, curiosamente, *P. trifoliata* cresceu muito mais durante a  
611 fase de alagamento (média de aproximadamente 10 cm de altura) do que no período anterior  
612 ou posterior à submersão, sugerindo que algumas espécies retomam seu crescimento ainda  
613 submersas como já observado por outros autores (Schöngart *et al.* 2002). Além da  
614 possibilidade da existência de outros fatores intervindo no estabelecimento de algumas  
615 espécies nos ambientes alagáveis, como por exemplo, a competição.

616         O incremento foliar também demonstrou diferenças entre os dois períodos de  
617 monitoramento, sendo muito mais intenso após a fase de inundação, sugerindo uma estratégia  
618 de estabelecimento com rápida retomada ao crescimento após o período de submersão. Por  
619 exemplo, para *H. corymbosa* a taxa de incremento foliar no período anterior a inundação foi  
620 de 22% e após a submersão de 55,3%; para *C. latiloba* foi de 16,7% e 75,7% antes e depois  
621 da submersão, respectivamente. A elevada produção de folhas após a emergência já foi  
622 relacionada como uma adaptação ao alagamento (Waldhoff & Parolin 2010) e conforme os  
623 padrões temporais de produção de folhas encontrados no presente estudo são uma resposta  
624 adaptativa aos fatores limitantes da inundação. As estratégias de crescimento e sobrevivência  
625 dessas espécies nesse ambiente inundável observado no presente estudo aproxima as espécies  
626 com as adaptações de espécies pioneiras, no caso de *C. latiloba*, *C. benthamii*, e *H.*  
627 *corymbosa*, e não pioneiras, para *H. spruceana*, *T. barbata*, *E. ovalifolia*, *M. acaciifolium*, *C.*  
628 *pentandra*, *L. cymulosa* e *P. trifoliata*.

## 629 **Frutos e Sementes**

630 Frutos grandes com sementes pequenas e em grande quantidade são características  
631 esperadas para espécies pioneiras e/ou dos primeiros estádios sucessionais (Gomez-Pompa &  
632 Vázquez-Yanes 1982; Vázquez-Yanes & Smith 1982; Swaine & Whitmore 1988). Esse foi o  
633 padrão encontrado para *C. benthamii* e *C. latiloba* no presente estudo, corroborando a  
634 classificação feita para essas espécies dentro desses estádios por outros autores (Worbes *et al.*  
635 1992; Wittmann *et al.* 2002). As demais espécies não aparentam ser tão relacionadas com  
636 esses padrões de classificação; *E. ovalifolia* e *T. barbata* possuem diásporos mais próximos  
637 dos estádios tardios e *H. spruceana* e *M. acaciifolium* de estádios intermediários podendo  
638 assim serem classificadas apenas como espécies não pioneiras. Porém, essa é uma  
639 classificação subjetiva e comparativa ao mesmo tempo.

640 Em um trabalho feito com espécies madeireiras de terra firme, próximo a região de  
641 Manaus, tentou-se agrupar 60 espécies arbóreas de acordo com características de frutos e  
642 sementes somadas a informações de densidade da madeira em pioneiras, tardias e oportunistas  
643 (Ferraz *et al.* 2004). Nesse estudo os autores chegaram à conclusão da necessidade de  
644 ampliação e refinamento das características relacionadas aos diásporos para um melhor  
645 enquadramento funcional das espécies, sugerindo que além dos parâmetros morfométricos e  
646 de presença ou ausência de dormência, características como tipo de dormência e de dispersão  
647 (endozoocoria, sinzoocoria, entre outros) deveriam ser considerados para um melhor ajuste do  
648 modelo. Os autores ainda relatam a dificuldade de enquadramento das espécies dentro de  
649 apenas um único grupo funcional em virtude do contínuo de variáveis apresentado pelas  
650 espécies e pelo compartilhamento de caracteres pertencentes a mais de um grupo sucessional  
651 na mesma espécie. Essas mesmas dificuldades foram encontradas no presente estudo, portanto  
652 sugere-se uma avaliação mais detalhada dos parâmetros relacionados a diásporos para as  
653 espécies de várzea para uma melhor compreensão desses padrões e refinamento dos grupos  
654 funcionais.

## 655 **Área foliar e Clorofila**

656 Todas as espécies investigadas apresentaram uma quantidade de clorofila b maior que  
657 a de clorofila a. Essa maior quantidade de clorofila b está associada com espécies tolerantes à  
658 sombra (Bazzaz 1979; Bazzaz & Pickett 1980), indicando que essas espécies são menos  
659 exigentes à luz durante a fase de estabelecimento. Em um estudo sobre a história de vida da *C.*  
660 *latiloba* é descrito para a espécie altas taxas de concentração de clorofila (301-715 mg m<sup>-2</sup>,  
661 mínima e máxima respectivamente) e alta razão de clorofila a:b (3,1-7,1) (Parolin 2002a),  
662 resultados bem diferentes dos encontrados no presente estudo onde a razão de clorofila a:b foi

663 bem inferior (média de 0,35) devido à grande quantidade de clorofila b. Essa diferença ocorre  
664 em virtude dos diferentes estádios de vida investigados para a espécie, uma vez que em seu  
665 estudo Parolin (2002a) monitorou indivíduos adultos.

666 Uma alternativa para se confirmar essas diferenças nas concentrações de clorofila é  
667 fazer um teste de monitoramento da quantidade de pigmentos com um número maior de  
668 amostras incorporando a idade da folha e das plantas como fatores nas análises (Parolin et al.  
669 2010). Além disto, os estudos foram realizados em ambientes com disponibilidade de luz  
670 diferenciada; Parolin (2002a) monitorou indivíduos em áreas abertas com altas taxas de  
671 radiação e o presente estudo foi feito no interior da floresta com estabelecimento no sub-  
672 bosque. Essa diferenciação na concentração de clorofila também pode ser uma variação da  
673 plasticidade fenotípica, visto que as espécies podem modificar o seu arranjo fotossintético de  
674 acordo com a variação ambiental e a clorofila b é pode ser um indicativo de que a planta está  
675 em área sombreadas (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1991; Vieira 1996; Lüttge 1997).

676 As folhas de espécies pioneiras e não-pioneiras e decíduas ou sempre-verdes de  
677 ambientes alagáveis não mostram uma tendência uniforme (Waldhoff & Parolin 2010).  
678 Assim, características para certas estratégias de crescimento em resposta ao alagamento  
679 aparentemente são mais ligadas à idade da folha e não podem ser consideradas como  
680 adaptação para mudanças nas condições hidrológicas (Waldhoff & Parolin 2010). Como  
681 esperado para espécies pioneiras e iniciais *C. benthamii* e *C. latiloba* apresentaram a maior  
682 média de área foliar, e a exceção foi *T. barbata* que apesar de ser uma espécie tardia  
683 apresentou a terceira maior média foliar. Parolin (2003) descreve a produção de folhas  
684 grandes para *C. latiloba* como uma estratégia para ampliação da área fotossinteticamente ativa  
685 compensando a reduzida área da copa dos indivíduos dessa espécie.

686 Relações contrárias entre o tamanho da folha e a alocação de recursos, como  
687 concentração de clorofila, observados no presente estudo já foram observadas por outros  
688 autores (Lambers & Poorter 1992; Poorter & Garnier 1999). Além de este fator estar  
689 relacionado com o tamanho e tempo de vida das folhas, onde geralmente folhas maiores  
690 costumam ter um tempo de vida menor e um menor investimento em alocação de recursos.  
691 Enquanto folhas menores, geralmente possuem um maior tempo de vida e uma maior  
692 alocação de recursos (Westoby *et al.* 2002). Estratégia que pode ser traduzida com  
693 investimento em folhas “caras” e “baratas”, onde as espécies com crescimento rápido, como  
694 as pioneiras, investem em folhas “baratas” e espécies com crescimento lento, as não pioneiras,  
695 investem em folhas “caras” (Lambers & Poorter 1992; Poorter & Garnier 1999; Westoby *et*  
696 *al.* 2002). Padrão que pode ser inferido nas espécies *C. latiloba* e *C. benthamii* com folhas

697 “baratas”, por apresentarem folhas grandes e com baixa concentração de clorofila e, por  
698 exemplo, em *H. corymbosa* e *M. acaciifolium* com folhas “caras”, por apresentarem o padrão  
699 inverso.

#### 700 *Variação funcional*

701 Espécies classificadas como pioneiras e tardias tenderam a se agrupar nos extremos do  
702 primeiro eixo, enquanto espécies secundárias tiveram uma maior amplitude de variação ao  
703 longo dos dois eixos. Não havendo detecção de grupos funcionais, mas sim uma substituição  
704 gradativa de espécies ao longo dos eixos de ordenação e uma aproximação funcional clara  
705 entre espécies já tradicionalmente classificadas como pioneiras ou tardias. Espécies, como *C.*  
706 *bentharii* e *C. latiloba*, apresentaram padrões similares em todos os parâmetros analisados no  
707 presente estudo. Essa aproximação funcional ficou evidenciada pela análise multivariada,  
708 indicando que funcionalmente essas espécies se aproximam da classificação de pioneiras,  
709 proposta por Swaine e Whitmore (1988). O padrão de variação funcional das demais espécies  
710 é menos evidente em virtude de não haver um padrão de tendência claro em todos os  
711 parâmetros analisados para essas espécies no presente estudo.

712 Algumas espécies apresentaram um comportamento incomum apresentando  
713 características dos dois extremos do gradiente sucessional, dentro do esperado para pioneiras  
714 e não-pioneiras, como é o caso de *P. trifoliata* que apresenta elevada taxa de mortalidade ao  
715 longo da regeneração (99,83%) e um elevado número de plântulas (característica de  
716 pioneiras), e por outro lado, um crescimento lento e elevada densidade da madeira  
717 (características de não-pioneiras). Logo, o modelo clássico de pioneiras e não-pioneiras não se  
718 aplica a esta espécie, ao passo que o modelo baseado na idade das espécies dominantes,  
719 densidade da madeira e ciclo de vida seria bem aplicado já que ela demonstra um padrão claro  
720 e esperado para o estágio tardio, com elevada densidade da madeira e ciclo de vida longo,  
721 com registro de indivíduos com mais de 400 anos (Worbes *et al.* 1992). Essa classificação é  
722 corroborada pelo presente estudo que analisa o conjunto de atributos funcionais evidenciando  
723 a importância da análise conjunta dos fatores para o enquadramento das espécies em modelos  
724 sucessionais.

725 O primeiro eixo de ordenação das espécies em relação à variação dos atributos  
726 funcionais mostra essa substituição de espécie ao longo da sere sucessional, espécies tardias  
727 próximas do canto inferior esquerdo e pioneiras próximas do superior direito com as  
728 secundárias na parte central da variação corroborando a ideia de substituição gradativa das  
729 espécies nesse horizonte de variação devido a valores intermediários dos seus atributos

730 funcionais. Isto evidencia a dificuldade em se caracterizar espécies desse estágio sucessional  
731 devido à falta de características próprias para diferenciá-las das demais espécies dos extremos  
732 sucessionais (Swaine & Whitmore 1988). Essa ordenação corrobora a primeira hipótese deste  
733 estudo de que as espécies secundárias possuem características funcionais intermediárias na  
734 sere sucessional, porém não refuta a segunda hipótese, já que a ordenação no segundo eixo  
735 indica a possibilidade de que haja outro conjunto de traços funcionais que favorecem o  
736 estabelecimento de espécies secundárias com estratégias distintas, sugerindo a existência de  
737 características próprias para esse estágio em algumas delas. Os atributos funcionais mais  
738 relevantes para essa organização foram relacionados à taxa de crescimento em altura, altura  
739 máxima, densidade da madeira, crescimento em diâmetro, peso da semente e área foliar para o  
740 primeiro eixo de variação, e concentração de clorofila a, b e total por área, DAP máximo e  
741 biomassa total para o segundo eixo.

742 Ecologicamente é bastante sensato pensar na variação principal em um eixo com o  
743 sentido oposto entre taxa de crescimento em altura e altura máxima, uma vez que espécies  
744 com altas taxas de crescimento inicial geralmente possuem ciclo de vida curto e não atingem  
745 alturas elevadas, ao passo que espécies com crescimento lento têm padrão distinto com ciclo  
746 de vida longo podendo atingir alturas elevadas (Swaine & Whitmore 1988; Worbes *et al.*  
747 1992). Este fato é corroborado pela alta correlação de atributos como a densidade da madeira  
748 e o crescimento em diâmetro, pois quanto maior a densidade da madeira, mais lento é o seu  
749 crescimento e vice versa (Whitmore 1998; Schöngart *et al.* 2000). Geralmente, essas são as  
750 principais características utilizadas para classificar espécies em modelos sucessionais, pois  
751 estes atributos estão diretamente ligados aos padrões de estabelecimento das espécies. Os  
752 resultados obtidos no presente estudo confirmam esta ligação e demonstram que os atributos  
753 avaliados são bons preditores da sucessão ecológica nos ambientes de várzea. Portanto, a  
754 variação funcional captada no primeiro eixo de ordenação em relação aos atributos das  
755 espécies investigadas confirma o padrão de sucessão já descrito na literatura (Worbes *et al.*  
756 1992; Wittmann *et al.* 2002, 2010a) corroborando a classificação já usada para essas espécies.  
757 Para corroborar os resultados do presente estudo e confirmar os padrões encontrados para os  
758 demais ambientes alagáveis, novos estudos de investigação dos padrões de variações  
759 funcionais para as espécies desse ecossistema devem ser realizados em outros locais e com  
760 maior número de espécies baseados nos atributos que foram mais fortemente relacionados  
761 com o padrão descrito, atributos como taxa de crescimento em altura e diâmetro, densidade da  
762 madeira, área foliar, concentração de clorofila e peso de sementes.

763 *Atributos funcionais e Inundação*

764 A ordenação das espécies estudadas em função dos atributos investigados reflete  
765 respostas funcionais ao ambiente. A existência de um filtro ecológico que seleciona as  
766 espécies mais adaptadas para o ambiente permite a zonação de espécies ao longo de um  
767 gradiente (Parolin 2009). No caso dos ambientes de várzea, a pressão seletiva se dá  
768 principalmente em função do pulso de inundação (Junk 1989). No presente estudo, essa  
769 pressão foi observada principalmente na fase de estabelecimento de juvenis. Assim, com base  
770 nos dados levantados foi possível observar uma pressão grande da fase aquática durante o  
771 estabelecimento de plântulas e juvenis. Principalmente para algumas espécies que tiveram  
772 altas taxas de mortalidade após o período de inundação, como, por exemplo, *C. pentandra*, *H.*  
773 *spruceana*, *E. ovalifolia*, as duas últimas com quase 50% de mortalidade durante a fase de  
774 juvenis. Isso relaciona mais fortemente o zoneamento de espécies à sobrevivência das  
775 plântulas e juvenis durante o estabelecimento, do que com as árvores adultas encontradas no  
776 ambiente (Parolin 2002b, 2009). Como demonstrado no presente estudo o estabelecimento  
777 das espécies tem elevada influência do nível de inundação na fase juvenil, corroborando a  
778 ideia de que algumas espécies, ao exemplo de *C. pentandra*, tenham seu recrutamento ligado  
779 ao regime de inundação interanual dependendo de anos com baixos níveis de inundação  
780 consecutivos para se estabelecer e chegar à fase adulta. Por outro lado, algumas espécies dos  
781 ambientes de várzea são altamente especializadas para sobreviver ao período de alagamento  
782 com diversas características adaptativas e evolutivas para suportar esse fator restritivo, ao  
783 exemplo de *P. trifoliata* e *T. barbata*, que toleraram vários meses de inundação consecutivos  
784 e apresentaram baixas taxas de mortalidade, 15% e 23%, respectivamente.

785 Algumas espécies podem se distribuir em várias faixas do gradiente de inundação  
786 sugerindo um padrão generalista, indicando que nas florestas alagáveis essas espécies  
787 arbóreas apresentam ampla plasticidade ecológica ao alagamento periódico (Worbes 1985;  
788 Ferreira 1991; Ferreira & Stohlgren 1999; Parolin *et al.* 2004; Wittmann *et al.* 2006a). Na  
789 ordenação das espécies no gradiente de inundação, levando em consideração a abundância dos  
790 indivíduos adultos, observamos essa característica de ampla distribuição das espécies ao  
791 longo do gradiente, porém com abundâncias distintas, sendo mais abundantes em  
792 determinadas faixas do gradiente. A típica zonação de espécies da várzea evidencia que a  
793 grande maioria delas ocorre principalmente em faixas restritas desse gradiente e, portanto, não  
794 possuem uma amplitude ecológica elevada devido às diferentes restrições e baixa tolerância  
795 às variações (Parolin 2009). As várzeas são ambientes extremamente dinâmicos e muitas das  
796 vezes o cenário que vemos hoje, como o regime de inundação, não reflete o cenário do local

797 quando do momento de estabelecimento dos indivíduos que hoje habitam. Isto se torna mais  
798 evidente quando analisamos a distribuição no gradiente de inundação de *H. spruceana*, por  
799 exemplo, em diferentes fases, quando jovens são mais restritas a um dos extremos com níveis  
800 mais elevados de inundação e ao passo que na fase adulta possuem uma distribuição ao longo  
801 de todo gradiente investigado.

802 A ordenação das parcelas no NMDS em relação aos atributos funcionais levando em  
803 consideração a abundância das espécies evidencia um padrão de estratégias distintas no  
804 padrão de colonização diferenciando os locais principalmente em direções oposta de tamanho  
805 das sementes e número de sementes por frutos. No presente estudo foram observadas espécies  
806 que apresentam sementes pequenas, como *C. pentandra* e *C. latiloba* com um grande número  
807 de plântulas e espécies como *H. spruceana* e *T. barbata* com um reduzido número de  
808 plântulas se comparado com as primeiras. Essas evidências mostram direções opostas em  
809 estratégias de estabelecimento para essas espécies corroborando a variação funcional e a  
810 classificação sucessional descrita para elas, além de enfatizar que o mais importante é a  
811 constatação da atuação do conjunto dos atributos para a classificação de uma espécie.

812 A ordenação direta da abundância das espécies nas parcelas em relação à variação de  
813 atributos captada pelo primeiro eixo do NMDS demonstra que, espécies como *T. barbata*, *H.*  
814 *corymbosa* e *L. cymulosa*, com variações similares nos atributos coabitam em elevadas  
815 abundâncias no mesmo local, evidenciando o pulso de inundação como filtro ecológico na  
816 seleção dessas espécies no ambiente, apesar de a regressão entre essa variação e o nível de  
817 inundação não ter sido significativa. Porém, uma vez que ambas estão na mesma faixa do  
818 gradiente e no mesmo local disputando os mesmos recursos e com níveis de exigência de  
819 padrões ambientais parecidos, a espécie mais bem adaptada ao alagamento tem maiores  
820 chances de se estabelecer. Mais uma vez, o padrão é mais claro na fase juvenil do que na fase  
821 adulta, deixando clara a relação da zonation de espécies com o estabelecimento dos indivíduos  
822 no início do seu ciclo de vida.

823 No segundo eixo do NMDS podemos ver uma tendência à substituição das espécies  
824 nesse gradiente de variação funcional, indicando que na direção desses atributos não há uma  
825 grande sobreposição de nichos podendo ser uma estratégia de fuga da competição. Os  
826 atributos relacionados com esse eixo de variação, concentração de clorofila a, b e total, devido  
827 a grande plasticidade cloroplastídica existente nas plantas para adaptações as diferentes  
828 disponibilidades de luz do ambiente a variação desse atributo pode estar mais intimamente  
829 ligada à variação de luz do ambiente do que a inundação, por isso a não correlação dessa  
830 variação com esse gradiente ambiental. Muito provavelmente a ampliação do gradiente da

831 sere sucessional, com investigações em florestas pioneiras e tardias da várzea, deve ser  
832 suficiente para constatar a pressão seletiva do pulso de inundação na sucessão ecológica  
833 nesses ambientes. Incluindo análises em um espectro de variação da cota de inundação maior.  
834 Por isso, sugerimos mais estudos com incorporação desses aspectos para contribuições ainda  
835 mais significativas ao conhecimento dos processos sucessionais e zonação de espécies dessas  
836 florestas alagáveis.

### 837 **Conclusão**

838 Com base nos resultados encontrados concluimos que:

839 - Os atributos funcionais das espécies permitem seu enquadramento em grupos  
840 sucessionais.

841 - O conjunto de atributos separadamente permite agrupar as espécies em diferentes  
842 estratégias.

843 - O padrão de variação funcional é condizente com a zonação e sucessão de espécies  
844 descrita nas florestas de várzea.

845 - Com base no padrão de variação funcional sugerimos agrupar as espécies estudadas  
846 da seguinte forma: Pioneiras: *C. latiloba* e *C. benthamii*

847 Tardias: *H. spruceana*, *T. barbata* e *E. ovalifolia*

848 - Ainda sugerimos uma investigação mais detalhada para embasar a criação de dois  
849 outros grupos sucessionais para as outras espécies:

850 Grupo I: *L. cymulosa*, *M. acaciifolium* e *H. corymbosa*

851 Grupo II: *C. pentandra* e *P. trifoliata*

852 - É possível definir espécies indicadoras dos estádios sucessionais com bastante  
853 confiabilidade, mas, considerando a diversidade de espécies da várzea amazônica, ainda são  
854 necessários estudos adicionais que incorporem mais espécies.

855 - Embora a inundação não tenha relacionado com a variação funcional, existem fortes  
856 indícios dessa variável como filtro ecológico no estabelecimento dessas espécies.

### 857 **Agradecimentos**

858 Os autores agradecem ao projeto INPA/Max Planck por todo apoio logístico para  
859 realização e ao projeto PRONEX/FAPEAM (Fundação de Amparo a Pesquisa do Amazonas)  
860 pelo financiamento da pesquisa. Agradece a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de  
861 Nível Superior (Capes) pelo fornecimento da bolsa de estudos. Além de agradecer a todas as  
862 pessoas que auxiliaram nas atividades de campo e laboratório para a realização desse trabalho.

863 **Bibliografia Citada**

- 864 Ayres, J.M.C. (1993) *As Matas De Várzea Do Mamirauá*, 3rd ed (ed SC Mamirauá). Belém.
- 865 Barton, A.M. (1984) Neotropical pioneer and shade-tolerant tree species: do they  
866 partition tree-fall gaps. *Tropical Ecology*, **25**, 196–202.
- 867 Bazzaz, F. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology*  
868 *and Systematics*, **10**, 351–371.
- 869 Bazzaz, F. & Pickett, S.T.A. (1980) Physiological ecology of tropical succession: a  
870 comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 287–310.
- 871 Brokaw, N.V.L. (1985) Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology*, **66**, 682–687.
- 872 Brokaw, N. (1987) Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest.  
873 *The Journal of Ecology*, **75**, 9–19.
- 874 Brown, N. (1993) The implications of climate and gap microclimate for seedling growth  
875 conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **9**, 153–168.
- 876 Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A, Chambers, J.Q., Eamus, D., Fölster, H.,  
877 Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H.,  
878 Riéra, B. & Yamakura, T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon  
879 stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, **145**, 87–99.
- 880 Chazdon, R.L., Finegan, B., Capers, R.S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V. &  
881 Norden, N. (2010) Composition and dynamics of functional groups of trees during  
882 tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, **42**, 31–40.
- 883 De Simone, O., Müller, E., Junk, W.J., Richau, K. & Schmidt, W. (2003) Iron distribution in  
884 three central Amazon tree species from whitewater-inundation areas (várzea) subjected  
885 to different iron regimes. *Trees - Structure and Function*, **17**, 535–541.
- 886 Engelbrecht, B.M.J., Dalling, J.W., Pearson, T.R.H., Wolf, R.L., Gálvez, D. a, Koehler, T.,  
887 Tyree, M.T. & Kursar, T. a. (2006) Short dry spells in the wet season increase mortality  
888 of tropical pioneer seedlings. *Oecologia*, **148**, 258–69.
- 889 Fearnside, P.M. (1997) Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia.
- 890 Ferraz, I.D.K., Leal Filho, N., Imakawa, A.M., Varela, V.P. & Pinã-Rodrigues, F.C.M. (2004)  
891 Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies  
892 madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, **34**, 621–  
893 633.
- 894 Ferreira, L.V. (1991) O efeito do periodo de inundação na zanação de comunidades, fenologia  
895 e regeneração em uma floresta de igapó na Amazonia Central. *Dissertação Mestrado em*  
896 *Ecologia Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia Manaus*.

- 897 Ferreira, C., Piedade, M.T.F., Parolin, P. & Barbosa, K.M. (2005) Tolerância de *Himatanthus*  
898 *sucuubawood*. (Apocynaceae) ao alagamento na Amazônia Central. *Acta Botanica*  
899 *Brasilica*, **19**, 425–429.
- 900 Ferreira, L. & Stohlgren, T.J. (1999) Effects of river level fluctuation on plant species  
901 richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in Central Amazonia.  
902 *Oecologia*, **120**, 582–587.
- 903 Gomez-Pompa, G. & Vázquez-Yanes, C. (1982) Successional studies of a rain forest in  
904 Mexico. *Forest Succession Concepts and Applications* (eds D.C. West, H. Shugart &  
905 D.B. Botkin), New York.
- 906 Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: The  
907 importance of regeneration niche. *Biological Review*, **52**: 107-145
- 908 Howe, H.F. & Smallwood, J. (1982) Ecological of seed dispersal. *Annual Review of Ecology*  
909 *and Systematics*, **13**, 201–228.
- 910 Junk, W.J. (1989) Flood tolerance and tree distribution in central Amazon floodplains.  
911 *Tropical Forests*, 47–64.
- 912 Junk, W.J. (1997) General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian  
913 floodplains. *The Central Amazonian Floodplain: Ecology of a Pulsing System.*  
914 *Ecological Studies* (ed W.J. Junk), pp. 3–22. Springer-Verlag, Berlin - Germany.
- 915 Junk, W., Bayley, P. & Sparks, R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain  
916 systems. *Canadian special publication*, **6**, 110–127.
- 917 Junk, W., Ohly, J. & Piedade, M. (2000) Actual use and options for the sustainable  
918 management of the central Amazon floodplain: discussion and conclusions. *Amazon*  
919 *Floodplain*:
- 920 Kozłowski, T. (2002) Physiological ecology of natural regeneration of harvested and  
921 disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and*  
922 *Management*, **158**, 195–221.
- 923 Lambers, H.; Poorter, H. (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a  
924 search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological*  
925 *Research*, **23**:187–261.
- 926 Lüttge, U. (1997) Physiological ecology of tropical plants. Springer-Verlag, Berlin, 1993,  
927 384p.
- 928 Maia, L.A., Maia, S. & Parolin, P. (2005) Seedling morphology of non-pioneer trees in  
929 central amazonian várzea floodplain forests. *Ecotropica*, **11**, 1–8.
- 930 Marinho, T.A. da S., Piedade, M.T.F. & Wittmann, F. (2010) Distribution and population  
931 structure of four Central Amazonian high-várzea timber species. *Wetlands Ecology and*  
932 *Management*, **18**, 665-677.

- 933 Noble, I.R. & Gitay, H. (1996) A functional classification for predicting the dynamics of  
934 landscapes. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 329–336.
- 935 Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos,  
936 P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2010) vegan: Community Ecology Package.  
937 *http://forgerproject.org/projects/vegan*, R package version 1.17–11.
- 938 Oliveira Wittmann, A. de, Piedade, M.T.F., Parolin, P. & Wittmann, F. (2007a) Germination  
939 in four low-várzea tree species of Central Amazonia. *Aquatic Botany*, **86**, 197–203.
- 940 Oliveira Wittmann, A.de, Piedade, M., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P. (2007b)  
941 Patterns of structure and seedling diversity along a flooding and successional gradient in  
942 Amazonian floodplain forests. *Pesquisas Botânica*, **58**, 119–138.
- 943 Park, A., Justiniano, M.J. & Fredericksen, T.S. (2005) Natural regeneration and  
944 environmental relationships of tree species in logging gaps in a Bolivian tropical forest.  
945 *Forest Ecology and Management*, **217**, 147–157.
- 946 Parolin, P. (2001a) Seed germination and early establishment of 12 tree species from nutrient-  
947 rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, **70**, 89–103.
- 948 Parolin, P. (2001b) Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought  
949 in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, **128**, 326–335.
- 950 Parolin, P. (2002a) Life history and environment of *Cecropia latiloba* in Amazonian  
951 floodplains. *Revista de Biologia Tropical*, **50**, 531–545.
- 952 Parolin, P. (2002b) Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of  
953 seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environmental and Experimental*  
954 *Botany*, **48**, 177–186.
- 955 Parolin, P. (2003) Fugitive and possessive establishment strategies in Amazonian floodplain  
956 pioneers. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **198**, 436–  
957 443.
- 958 Parolin, P. (2005) *Senna reticulata* ( Willd .) H . S . Irwin & Barneby ( Fabaceae ) As  
959 “pasture killer” (“matapasto”) pioneer tree in amazonian floodplains. *Ecologia Aplicada*,  
960 **4**, 41–46.
- 961 Parolin, P. (2009) Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody  
962 species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, **103**, 359–76.
- 963 Parolin, P., Junk, W.J. & Piedade, M.T.F. (2001) Gas exchange of six tree species from  
964 Central Amazonian floodplains. *Tropical Ecology*, **42**, 15–24.
- 965 Parolin, P., Lucas, C., Piedade, M.T.F. & Wittmann, F. (2010a) Drought responses of flood-  
966 tolerant trees in Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, **105**, 129–39.

- 967 Parolin, P., Oliveira, A.C., Piedade, M.T.F., Wittmann, F. & Junk, W.J. (2002) Pioneer trees  
968 in Amazonian floodplains: Three key species form monospecific stands in different  
969 habitats. *Folia Geobotanica*, **37**, 225–238.
- 970 Parolin, P., Simone, O.D., Haase, K., Waldhoff, D., Rottenberger, S., Kuhn, U., Kesselmeier,  
971 J., Kleiss, B., Schmidt, W., Piedade, M.T.F. & Junk, W.J. (2004) Central Amazonian  
972 floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *The Botanical Review*, **70**, 357–  
973 380.
- 974 Parolin, P., Waldhoff, D. & Zerm, M. (2010b) Photochemical capacity after submersion in  
975 darkness: How Amazonian floodplain trees cope with extreme flooding. *Aquatic Botany*,  
976 **93**, 83–88.
- 977 Pianka, E.R. (1970) On r- and K-Selection. *The American Naturalist*, **104**, 592–597.
- 978 Piedade, M.T.F., Ferreira, C.S. & Franco, A.C. (2010a) Estrategias reproductivas de la  
979 vegetación y sus respuestas al pulso de la inundación en las zonas inundables de la  
980 Amazonía Central. *Ecossistemas*, **19**, 52–66.
- 981 Piedade, M.T.F., Ferreira, C.S., Oliveira Wittmann, A. de, Buckeridge, M. & Parolin, P.  
982 (2010b) Biochemistry of Amazonian Floodplain Trees. *Amazonian Floodplain Forests*  
983 (eds W.J. Junk, M.T.F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart & P. Parolin), pp. 127–140.  
984 Springer Netherlands.
- 985 Piedade, M.T.F., Junk, W.J. & Long, S.P. (1991) The Productivity of the C4 Grass  
986 *Echinochloa-Polystachya* on the Amazon Floodplain. *Ecology*, **72**, 1456–1463.
- 987 Pinedo-Vasquez, M., Zarin, D., Coffey, K. & Padoch, C. (2001) Post-boom logging in  
988 Amazonia. *Human Ecology*, **29**, 219–239.
- 989 Popma, J., Bongers, F., Martinez-Ramos, M. & Veneklaas, E. (1988) Pioneer species  
990 distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its  
991 consequences. *Journal of Tropical Ecology*, **4**, 77–88.
- 992 Porra, R., Thompson, W. & Kriedemann. (1989) Determination of accurate extinction  
993 coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with  
994 four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by  
995 atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta*, **975**, 384–394.
- 996 Poorter, H.; Garnier, E. (1999) The ecological significance of variation in relative growth rate  
997 and its components. In F. Pugnaire; F. Valladares, ed. Handbook of functional plant  
998 ecology. Marcel Dekker, New York, New York, USA, pp. 81–120.
- 999 R Development Core Team, R. (2011) R: A Language and Environment for Statistical  
1000 Computing (ed RDC Team). *R Foundation for Statistical Computing*, **1**, 409.
- 1001 Ribeiro, M.N. & Adis, J. (1984) Local rainfall variability: A potential bias for bioecological  
1002 studies in the Central Amazon. *Acta Amazonica*, **14**, 159–174.
- 1003 Ripley, M.B. (2006) The tree Package. *Pattern Recognition*, 1–19.

- 1004 Roberts, D.W. (2007) labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology. R package  
1005 version 1.3-1. *R A Language and Environment for Statistical Computing*,  
1006 <http://ecology.msu.montana.edu/labdsv/R>.
- 1007 Salo, J., Kalliola, R., Hakkinen, I., Makinen, Y., Niemela, P., Puhakka, M. & Coley, P.D.  
1008 (1986) River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature*, **322**, 254–  
1009 258.
- 1010 Schöngart, J.; Piedade, M. T. F.; Ludwigshausen, S.; Horna, V.; Worbes, M. (2002)  
1011 Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests.  
1012 *Journal of Tropical Ecology*, **18**:4, 581-597
- 1013 Schöngart, J. (2003) *Dendrochronologische Untersuchungen in Überschwemmungswäldern*  
1014 *Der Várzea Zentralamazoniens*. Universität Göttingen.
- 1015 Schöngart, J., Piedade, M. & Worbes, M. (2000) Successional Differentiation in Structure,  
1016 Floristic Composition and Wood Increment of Whitewater Floodplain Forests in Central  
1017 Amazonia. *Lieberei, R., Bianchi,.,* 589–606.
- 1018 Schöngart, J., Wittmann, F. & Worbes, M. (2010) Biomass and Net Primary Production of  
1019 Central Amazonian Floodplain Forests. *Amazonian floodplain forests ecophysiology*  
1020 *biodiversity and sustainable management* (eds J. Wj, P. Mtf, W. F, S. J & P. P), pp. 347–  
1021 388. Springer Netherlands.
- 1022 Strauss-Debenedetti, S.; Bazzaz, F. (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees  
1023 along successional gradients. In S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, and A. P. Smith, editors.  
1024 Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York, New York, USA,  
1025 pp.162–186.
- 1026 Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. (1988) On the definition of ecological species groups in  
1027 tropical rain forests. *Vegetatio*, **75**, 81–86.
- 1028 Tansley, A. (1920) The classification of vegetation and the concept of development. *The*  
1029 *Journal of Ecology*, **8**, 118–149.
- 1030 Vázquez-Yanes, C. & Smith, H. (1982) Phytochrome control of seed germination in the  
1031 tropical rain forest pioneer rees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological  
1032 significance. *New Phytologist*, **92**, 477–485.
- 1033 Vieira, I. C. G. (1996) Forest succession after shifting cultivation in Eastern Amazonia. 205 p.  
1034 Tese (Doutorado of Philosophy) – University of Stirling, Scotland
- 1035 Waldhoff, D. & Parolin, P. (2010) Morphology and Anatomy of Leaves. *Amazonian*  
1036 *Floodplain Forests* (eds W.J. Junk, M.T.F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart & P.  
1037 Parolin), pp. 179–202. Springer Netherlands.
- 1038 Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A.; Wright, I. J. (2002) Plant ecological  
1039 strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review in*  
1040 *Ecology and Systematics*, **33**:125–159

- 1041 Whitmore, T.C. (1990) *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press,  
1042 New York.
- 1043 Whitmore, T.C. (1998) *An Introduction to Tropical Rain Forests*, 2nd ed (ed Oxford). New  
1044 York: Oxford University Press.
- 1045 Whittaker, R.H. (1953) A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and  
1046 Pattern. *Ecological Monographs*, **23**, 41–78.
- 1047 Wiemann, M.C.; Williamson, G.B. (1989) Radial gradients in the specific gravity of wood in  
1048 some tropical and temperate trees. *Forest Sci.*, **35**: 197–210.
- 1049 Wittmann, F., Anhuf, D., Junk, W.J. & Funk, W.J. (2002) Tree species distribution and  
1050 community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques.  
1051 *Journal of Tropical Ecology*, **18**, 805–820.
- 1052 Wittmann, F. & Junk, W.J. (2003) Sapling communities in Amazonian white-water forests.  
1053 *Journal of Biogeography*, **30**, 1533–1544.
- 1054 Wittmann, F., Junk, W. & Piedade, M. (2004) The várzea forests in Amazonia: flooding and  
1055 the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest  
1056 Ecology and Management*, **196**, 199–212.
- 1057 Wittmann, F., Schongart, J., Montero, J.C., Motzer, T., Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Queiroz,  
1058 H.L. & Worbes, M. (2006a) Tree species composition and diversity gradients in white-  
1059 water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, **33**, 1334–1347.
- 1060 Wittmann, F., Schöngart, J., Brito, J.M. de, Wittmann, A.D.O., Piedade, M.T.F., Junk, W.J. &  
1061 Guillaumet, J.-L. (2010a) *Manual De Árvores De Várzea Da Amazônia Central:  
1062 Taxonomia, Ecologia e Uso*. Editora INPA, Manaus.
- 1063 Wittmann, F., Schöngart, J. & Junk, W.J. (2010b) Phytogeography, Species Diversity,  
1064 Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests.  
1065 *Amazonian Floodplain Forests* (eds W.J. Junk, M.T.F. Piedade, F. Wittmann, J.  
1066 Schöngart & P. Parolin), pp. 61–102. Springer Netherlands.
- 1067 Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P., Worbes, M., Piedade, M.T.F. & Junk, W.J. (2006b)  
1068 Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding.  
1069 *IAWA*, **27**, 255–266.
- 1070 Woodcock, D.W. (2000) Wood specific gravity of trees and forest types in the Southern  
1071 Peruvian Amazon. *Acta Amazonica*, **30**: 589–599.
- 1072 Worbes, M. (1985) Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central  
1073 Amazonia. *Amazonia*, **9**, 459–484.
- 1074 Worbes, M. (1997) The forest ecosystem of the floodplains. *The Central Amazonian  
1075 Floodplain: Ecology of a Pulsing System I*, Ecological (ed W.J. Junk), pp. 223–265.  
1076 Springer, Berlin - Germany.

1077 Worbes, M., Klinge, H., Revilla, J.D. & Martius, C. (1992) On the dynamics , floristic  
 1078 subdivision and geographical distribution of varzea forests in Central Amazonia. *Journal*  
 1079 *of Vegetation Science*, **3**, 553–564.

1080 Acessos eletrônicos:

1081 Normais Climatológicas do Brasil de 1961 a 1990 – INMET 2011. Acessado em:  
 1082 <http://www.inmet.gov.br/html/clima.php#>.

1083 Agência Nacional de Águas – ANA, 2011. Acessado em: <http://hidroweb.ana.gov.br/>.

## 1084 **Legendas das Tabelas e Figuras**

1085 **Tabela 1** – Lista das espécies estudadas com descrição de seus habitats e estádios  
 1086 sucessionais nos quais são comumente classificadas. VB = várzea baixa, VA = várzea alta, TF  
 1087 = terra firme, IG = igapó. (Fonte: Wittmann *et al.* 2002, 2010a)..... 10

1088 **Tabela 2** – Densidade (número de indivíduos por área) e número de indivíduos (n)  
 1089 encontrados por espécie dentro das classes etárias plântulas (< 15 cm de altura), juvenis (> 15  
 1090 cm de altura e < 5 cm DCC) e adultas (> 1 m de altura). Biomassa lenhosa acima do solo total  
 1091 por área (Mg ha<sup>-1</sup>) por espécie com seu respectivo desvio padrão. Plânt = plântulas; Juv =  
 1092 juvenis; Adu = adultos..... 14

1093 **Tabela 3** – Frequencia (%) dos indivíduos em cada uma das classes etárias investigadas.  
 1094 Classes diamétricas medidas em indivíduos adultos, intervalos baseado nos valores de  
 1095 diâmetro a altura do peito (DAP). Frequencia (%) total dos indivíduos em relação ao total de  
 1096 indivíduos inventariados..... 15

1097 **Tabela 4** – Morfometria (comprimento, largura, espessura e circunferência), massa fresca de  
 1098 diásporos (frutos e sementes) e número de sementes por fruto (Sementes Frutos<sup>-1</sup>) para seis  
 1099 espécies arbóreas de várzea. Valores médios seguidos de seus erros padrões (±). Comp. =  
 1100 comprimento; Ø = circunferência..... 21

1101 **Figura 1** – Estrutura da população para cada espécie estudada, abundância de indivíduos (n)  
 1102 distribuídos em classes etárias, plântulas (<15 cm de altura), juvenis (>15 cm de altura e < 5  
 1103 DCC) e adultas, subdivididos em quatro intervalos de classes de diâmetro a altura do peito  
 1104 (DAP). ..... 16

1105 **Figura 2** – Taxa de mortalidade (%) total, antes e depois do período de 131 dias de  
 1106 alagamento para os juvenis (> 15 cm de altura e < 5 cm DCC) de dez espécies arbóreas da  
 1107 várzea..... 17

1108	<b>Figura 3</b> – Média de altura (cm) e área basal (cm <sup>2</sup> ) de indivíduos juvenis (> 15 cm de altura e	
1109	< 5 cm DCC) no decorrer de 241 dias de observação (março a novembro de 2011) para dez	
1110	espécies arbóreas de várzea. ....	18
1111	<b>Figura 4</b> – Incremento médio em quantidade de folhas para indivíduos juvenis (> 15 cm de	
1112	altura e < 5 cm DCC) no decorrer de 241 dias de observação (março a novembro de 2011)	
1113	para dez espécies arbóreas de várzea.....	19
1114	<b>Figura 5</b> – Quantidade média de clorofila (Chl) a, b e total (µmol mm <sup>-2</sup> ) e área foliar média	
1115	(cm <sup>2</sup> ) para indivíduos juvenis (> 15 cm de altura e < 5 cm DCC) de nove espécies da várzea.	
1116	.....	22
1117	<b>Figura 6</b> – Análise de componentes principais (PCA) baseada na matriz de atributos	
1118	funcionais para dez espécies arbóreas de várzea. ....	24
1119	<b>Figura 7</b> – Gráfico composto de espécies ordenadas em função do gradiente de inundação	
1120	baseado na abundância (n) das espécies por parcela, separada em abundância total dos	
1121	indivíduos (a), abundância dos indivíduos jovens (b) e dos adultos (c). Gradiente de	
1122	inundação baseado em valores médios de inundação para cada parcela que variou de 1,5 m a	
1123	4,5 m de altura da coluna de água. ....	25
1124	<b>Figura 8</b> – Análise de escalonamento não métrico (NMDS) da matriz de associação de	
1125	parcelas com atributos funcionais.....	26
1126	<b>Figura 9</b> – Ordenação direta das parcelas com base na abundância dos indivíduos em relação	
1127	aos eixos de ordenação da análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS).	
1128	Ordenação separada em abundância (n) total dos indivíduos (a), abundância dos indivíduos	
1129	jovens (b) e dos adultos (c) em relação ao primeiro eixo do NMDS e em relação ao segundo	
1130	eixo do NMDS também separada em abundância (n) total dos indivíduos (d), abundância dos	
1131	indivíduos jovens (e) e dos adultos (f). Gradiente de ordenação baseado nos valores dos eixos	
1132	do NMDS das parcelas em relação aos atributos funcionais das espécies. <b>Erro! Indicador não</b>	
1133	<b>definido.</b>	
1134		

## **Conclusão**

Com base nos resultados encontrados concluímos que os atributos funcionais das espécies permitem seu enquadramento em grupos sucessionais e que é possível definir espécies indicadoras dos estádios sucessionais com bastante confiabilidade, mas, considerando a diversidade de espécies da várzea amazônica, ainda são necessários estudos adicionais que incorporem mais espécies. O padrão de variação funcional é condizente com a zonation e sucessão de espécies descrita nas florestas de várzea. Embora a inundação não tenha relacionado com a variação funcional, existem fortes indícios dessa variável como filtro ecológico no estabelecimento dessas espécies.

## Apêndice A

Tabela A – Matriz de atributos funcionais. Médias aritméticas para cada um dos atributos analisados seguido de seus respectivos desvios padrões ( $\pm$ ).

Espécie	Juvenis			Adultos			Folhas			
	Altura (cm)	Área basal (cm <sup>2</sup> )	Folhas	Altura (m)	Área basal (cm <sup>2</sup> )	Biomassa (kg)	Chl a ( $\mu\text{mol mm}^{-2}$ )	Chl b ( $\mu\text{mol mm}^{-2}$ )	Chl T ( $\mu\text{mol mm}^{-2}$ )	Área foliar (mm <sup>2</sup> )
<i>C. benthamii</i>	62,49 $\pm$	0,02 $\pm$	0,07 $\pm$	5,75 $\pm$	139,38 $\pm$	1259,68 $\pm$	2,41 $\pm$ 0,90	4,42 $\pm$ 1,65	6,82 $\pm$ 2,55	17226,90 $\pm$
	80,43	0,02	0,11	5,20	232,64	1596,62				11764,28
<i>C. latiloba</i>	43,89 $\pm$	0,02 $\pm$	0,26 $\pm$	3,31 $\pm$	33,86 $\pm$	100,01 $\pm$	2,64 $\pm$ 2,48	4,78 $\pm$ 4,44	7,42 $\pm$ 6,92	24443,19 $\pm$
	44,44	0,06	0,23	4,34	111,80	229,96				17536,49
<i>C. pentandra</i>	18,3 $\pm$	6,5 x 10 <sup>-3</sup>	0,04 $\pm$	39,78	34618,5 $\pm$	1084,59 $\pm$	*	*	*	*
	2,68	$\pm$ 7,3 x 10 <sup>-3</sup>	0,06	$\pm$ NA	NA	1857,61				
<i>E. ovalifolia</i>	27,53 $\pm$	6,6 x 10 <sup>-3</sup>	0,12 $\pm$	24,04	1469,14 $\pm$	18297,81	3,467 $\pm$ 0,40	6,34 $\pm$ 0,73	9,80 $\pm$ 1,13	1676,55 $\pm$ 674,1
	7,86	$\pm$ 6,2 x 10 <sup>-3</sup>	0,19	$\pm$ 7,90	1806,49	$\pm$ NA				
<i>H. corymbosa</i>	32,53 $\pm$	0,01 $\pm$	0,29 $\pm$	7,12 $\pm$	92,16 $\pm$	143,52 $\pm$	38,17 $\pm$	70,28 $\pm$ 43,41	66,97	9665,64 $\pm$ 9155,99
	18,97	0,02	0,47	12,38	198,92	376,67	23,567			
<i>H. spruceana</i>	48,01 $\pm$	0,02 $\pm$	0,08 $\pm$	11,33	416,82 $\pm$	379,95 $\pm$	3,60 $\pm$ 0,45	6,63 $\pm$ 0,82	10,23 $\pm$ 1,27	5127,51 $\pm$ 1456,68
	19,38	0,06	0,14	$\pm$ 7,73	645,82	424,83				
<i>L. cymulosa</i>	31,58 $\pm$	0,005 $\pm$	0,70 $\pm$	7,16 $\pm$	247,48 $\pm$	205,33 $\pm$	5,36 $\pm$ 3,916	9,66 $\pm$ 7,00	15,02 $\pm$ 10,91	4488,39 $\pm$ 1622,73
	13,20	0,0061	0,37	8,52	589,18	350,61				
<i>M. acaciifolium</i>	37,27 $\pm$	0,010 $\pm$	0,04 $\pm$	18,05	1143,89 $\pm$	70,87 $\pm$	28,33 $\pm$ 53,75	50,92 $\pm$ 96,50	150,25	2803,33 $\pm$ 1986,90
	13,53	0,012	0,09	$\pm$ 2,59	768,37	123,19				
<i>P. trifoliata</i>	23,97 $\pm$	9,6 x 10 <sup>-3</sup>	0,11 $\pm$	19,06	847,49 $\pm$	633,43984	2,64 $\pm$ 1,18	4,83 $\pm$ 2,13	7,47 $\pm$ 3,31	2820,98 $\pm$ 1592,78
	7,44	$\pm$ 0,024	0,24	$\pm$ 7	1280,12	$\pm$ 466,89				
<i>T. barbata</i>	30,81 $\pm$	6,3 x 10 <sup>-3</sup>	0,4 $\pm$	16,36	384,59 $\pm$	14,58 $\pm$	10,88 $\pm$ 12,55	19,51 $\pm$ 22,27	30,39 $\pm$ 34,82	15151,29 $\pm$ 9723,49
	9,23	$\pm$ 4,43 10 <sup>-3</sup>	0,63	$\pm$ 4,55	402,47	52,86				

\*Não foi possível medir esses parâmetros para *Ceiba pentandra* devido à mortalidade de 100% dos indivíduos monitorados após o período de inundação.

## Anexo A

Tabela A – Lista de atributos funcionais utilizados na classificação de espécies em pioneiras e não pioneiras proposta por Swaine & Whitmore (1988).

<b>Atributos</b>	<b>Pioneiras</b>	<b>Não- Pioneiras</b>
Germinação	Exigentes de luz	Não exigentes de luz
Estabelecimento	Exigentes de luz	Não exigentes de luz
Tamanho de sementes	Pequenas	Grandes
Produção de sementes	Constante, quase contínuo	Periódica
Reprodução	Precoce	Tardia
Dispersão		Animais ou vento
Dormência de sementes	Presente	Ausente
Plântulas	Plântulas com elevada taxa de fixação do nitrogênio	Plântulas com baixa taxa de fixação do nitrogênio
Crescimento em altura	Rápido	Lento
Crescimento indeterminado		Sem gemas dormentes
Ramificações		Relativamente esparsas
Vida foliar	Curta	Longa
Raízes	Superficial	Profunda
Densidade da madeira	Baixa	Alta
Cor madeira	Branca	Escura
Madeira	Não silicosa	Silicosa
Suscetibilidade foliar		Herbivoria
Amplitude ecológica	Grande	Pequena
Ciclo de vida	Curto	Longo

## Anexo B

## Parecer Aula de Qualificação.



## AULA DE QUALIFICAÇÃO

### PARECER

Aluno(a): DEBORAH JANE LIMA DE CASTRO  
 Curso: ECOLOGIA  
 Nível: MESTRADO  
 Orientador(a): FLORIAN K. WITTMANN  
 Co-orientador(a): MARIA TERESA F. PIEDADE

**Título:**

"Características de espécies arbóreas de diferentes grupos funcionais da várzea da Amazônia Central".

**BANCA JULGADORA:**

**TITULARES:**

Bruce W. Nelson (INPA)  
 Flávia Costa (INPA)  
 Mike Hopkins (INPA)

**SUPLENTE:**

José L. Camargo (INPA)  
 Regina C. Luizão (INPA)

	PARECER	ASSINATURA
Bruce W. Nelson (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado <i>Bruce Nelson</i>
Flávia Costa (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado <i>Flavia Costa</i>
Mike Hopkins (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado <i>Mike Hopkins</i>
José L. Camargo (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado _____
Regina C. Luizão (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado _____

Manaus(AM), 30 de março de 2011

OBS: *A aluna descreveu durante, 34 minutos. A banca fez sugestões sobre as questões e os métodos, mas a aluna respondeu satisfatoriamente às perguntas da banca.*

## Anexo C

Parecer da banca avaliadora da versão escrita. Avaliador: Igor Aurélio da Silva  
(UNICAMP) – Aprovado com correções.



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA  
Programa de Pós-graduação em Ecologia



### Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **Características arbóreas de diferentes grupos funcionais da varzea da Amazônia Central**

Aluno: **DEBORAH JANE LIMA DE CASTRO**

Orientador: **Florian K. Wittmann**

Co-orientador: **Maria Teresa F. Piedade**

**Avaliador: Igor Aurélio Silva**

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	( )	( X )	( )	( )
Revisão bibliográfica	( )	( X )	( )	( )
Desenho amostral/experimental	( X )	( )	( )	( )
Metodologia	( )	( )	( X )	( )
Resultados	( )	( )	( X )	( )
Discussão e conclusões	( )	( X )	( )	( )
Formatação e estilo texto	( )	( )	( X )	( )
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	( )	( )	( X )	( )

#### PARECER FINAL

( ) **Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)

( X ) **Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)

( ) **Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)

( ) **Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Pirassununga, 4 de junho 2012,   
Local Data Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para [pgecologia@gmail.com](mailto:pgecologia@gmail.com) e [claudiakeller23@gmail.com](mailto:claudiakeller23@gmail.com) ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller  
DCEC/CPEC/INPA  
CP 478  
69011-970 Manaus AM  
Brazil

## Anexo D

Parecer da banca avaliadora da versão escrita. Avaliador: Marcus Vinicius Cianciaruso (UFG) – Aprovado com correções.



**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA**  
**Programa de Pós-graduação em Ecologia**



### Avaliação de dissertação de mestrado

**Título: Características arbóreas de diferentes grupos funcionais da varzea da Amazônia Central**

**Aluno: DEBORAH JANE LIMA DE CASTRO**

**Orientador: Florian K. Wittmann**

**Co-orientador: Maria Teresa F. Piedade**

**Avaliador: Dr. Marcus V. Cianciaruso**

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	( )	( X )	( )	( )
Revisão bibliográfica	( )	( X )	( )	( )
Desenho amostral/experimental	( )	( X )	( )	( )
Metodologia	( )	( )	( X )	( )
Resultados	( )	( )	( X )	( )
Discussão e conclusões	( )	( )	( X )	( )
Formatação e estilo texto	( )	( )	( X )	( )
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	( )	( )	( )	( X )

#### PARECER FINAL

( ) **Aprovada** (Indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)

( X ) **Aprovada com correções** (Indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retomar ao avaliador para reavaliação)

( ) **Necessita revisão** (Indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)

( ) **Reprovada** (Indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Goiânia

17 de junho de 2012

Local

Data

Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para [pgeecologia@gmail.com](mailto:pgeecologia@gmail.com) e [claudiakeller23@gmail.com](mailto:claudiakeller23@gmail.com) ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller  
DCEC/CPEC/INPA  
CP 478  
69011-970 Manaus AM  
Brazil



## Anexo F

## Parecer da banca avaliadora da defesa oral pública – Aprovado.



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA  
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL  
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

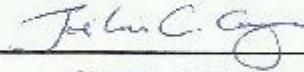
Ao(s) 01 dia(s) do mês de novembro do ano de 2012, às 09:00 horas, no mini-auditório da Casa da Ciência, Bosque da Ciência/INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **José Luis Campana Camargo**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA/PDBFF, o(a) Prof(a). Dr(a). **Jochen Schöngart**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA/Max Planck, e o(a) Prof(a). Dr(a). **Michael John Gilbert Hopkins**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). **Isolde Dorothea Kossmann Ferraz** – INPA e o(a) Prof(a). Dr(a). **Charles Eugene Zartman**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de **DEBORAH JANE LIMA DE CASTRO**, intitulado "Características funcionais de espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais na várzea da Amazônia Central", orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). **Florian Karl Wittmann**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA/Max Planck e co-orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). **Maria Teresa Fernández Piedade**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA/Max Planck.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A)      |       REPROVADO(A)  
 POR UNANIMIDADE       POR MAIORIA

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

Prof(a). Dr(a). José Luis Campana Camargo

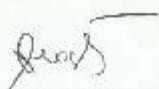
  
\_\_\_\_\_

Prof(a). Dr(a). Jochen Schöngart

  
\_\_\_\_\_

Prof(a). Dr(a). Michael John Gilbert Hopkins

  
\_\_\_\_\_

  
\_\_\_\_\_  
Coordenação PPG-ECO/INPA