

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

MECANISMOS QUE LIMITAM A DISTRIBUIÇÃO DE *Crataeva benthamii* Eichler (CAPPARIDEAE) E *Hura crepitans* L. (EUPHORBIACEAE) EM UMA FLORESTA DE VÁRZEA DA AMAZÔNIA CENTRAL

NAARA FERREIRA DA SILVA

Manaus, Amazonas
Outubro, 2012

NAARA FERREIRA DA SILVA

MECANISMOS QUE LIMITAM A DISTRIBUIÇÃO DE *Crataeva benthamii* Eichler (CAPPARIDEAE) E *Hura crepitans* L. (EUPHORBIACEAE) EM UMA FLORESTA DE VÁRZEA DA AMAZÔNIA CENTRAL

ORIENTADORA: Dr^a. MARIA TERESA FERNANDEZ PIEDADE

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas
Outubro, 2012

BANCA EXAMINADORA DO TRABALHO ESCRITO

Dr.^a. CRISTINA ARMAS KULIK
ESTACIÓN EXPERIMENTAL DE ZONAS ARIDAS
Aprovado

Dr.^a. PIA PAROLIN
UNIVERSIDADE DE HAMBURGO
Aprovado com correções

Dr. AUGUSTO CESAR FRANCO
UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
Aprovado com correções

BANCA EXAMINADORA DA DEFESA PRESENCIAL

Dr.^a. ISOLDE DOROTHEA KOSSMANN FERRAZ
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
Aprovado

Dr.^a. ASTRID DE OLIVEIRA WITTMANN
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
Aprovado

Dr. FLORIAN KARL WITTMANN
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
Aprovado

S586 Silva, Naara Ferreira da
Mecanismos que limitam a distribuição de *Crataeva benthamii*
Eichler (Capparideae) e *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) em uma
floresta de várzea da Amazônia Central / Naara Ferreira da Silva.---
Manaus : [s.n.], 2012.
xiii, 117 f. : il. color.

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

1. Sementes – Atributos funcionais. 2. Inundação. 3. Facilitação. 4.
Competição. I. Título.

CDD 19. ed. 574.52642

Sinopse:

Neste estudo investigou-se os mecanismos que limitam a distribuição de duas espécies arbóreas nas florestas de várzea da Amazônia Central.

Palavras-chave: várzea baixa, várzea alta, atributos funcionais de sementes, tolerância à inundação, facilitação, competição.

Aos meus pais Aciatuan e Henrique e ao mestre Kwaoni Hucchi, dedico.

Agradecimentos

A Deus pela oportunidade da vida. Ao mestre Kwaoni Hucchi que em toda sua magnitude de amor e luz me deu equilíbrio, sabedoria e força para que eu não esmorecesse. A minha família, em especial a minha mãe Aciatua e ao meu pai Henrique, que sempre apoiaram minhas escolhas acadêmicas sem julgamentos, me dando todo o suporte imaginável para que hoje eu possa estar concluindo mais esta etapa. A minha orientadora Dr^a Maria Teresa Fernandez Piedade, pela confiança em mim depositada, pela valiosa orientação e pelo apoio e presença em todas as fases deste trabalho. Ao José Luis Camargo, ao Augusto Franco e ao Paul Fine pelas correções e contribuições no plano. A Astrid Wittmann, ao Ricardo Marengo e ao Alberto Vicentini pelas contribuições na aula de qualificação. A Pia Parolin, ao Augusto Franco e a Cristina Armas pelas correções e contribuições na dissertação. A Maria Astrid Liberato e a Heloíde Cavalcante pelo auxílio nas análises de reservas orgânicas das sementes. A Jéssica Barroncas pelo auxílio na fase de execução dos experimentos tanto em casa de vegetação quanto em campo. Ao Mário que me acompanhou na maior parte das idas a campo, e ao Valdeney que esteve comigo desde as primeiras idas em campo, montagens das parcelas, levantamento dos indivíduos, coleta de sementes e solo, transplantes das mudas para campo até a realização da biomassa final das mudas em casa de vegetação. A toda equipe do Grupo MAUA “Ecologia, monitoramento e uso sustentável de áreas úmidas” e ao Projeto INPA/Max-Planck “Áreas Alagáveis” pelo suporte durante toda execução do projeto, em especial ao Celso Rabelo e ao Kelvin Uchoa que sempre souberam articular o apoio logístico. A FAPEAM pela minha bolsa de mestrado. Ao Projeto Inpa/Max-Planck “Áreas Alagáveis” e ao PRONEX “Tipologia alagáveis” que financiaram meu projeto. Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, a Pós-Graduação em Ecologia e a todos os meus professores que contribuíram para a minha formação.

Resumo

Diferenças na altura e no tempo de inundação ao longo da planície inundável se refletem na estrutura e na diversidade vegetal e distinguem as florestas de várzea baixa das florestas de várzea alta. No entanto, a posição que os indivíduos de uma espécie ocupam está não apenas relacionada à tolerância à inundação, mas também à capacidade competitiva das espécies. A *hipótese do ponto-de-não-retorno* propõe que espécies arbóreas altamente adaptadas a inundação não são capazes de competir com sucesso em ambientes não inundados. Complementarmente, a *hipótese do gradiente-de-estresse* prevê que a facilitação é mais comum em condições de estresse abiótico alto em relação às condições abióticas mais benignas. O objetivo deste estudo foi entender os mecanismos que limitam a distribuição de espécies arbóreas nos dois diferentes tipos florestais da várzea da Amazônia Central. Para isso, foram escolhidas as espécies arbóreas *Crataeva benthamii*, típica da várzea baixa e *Hura crepitans*, típica da várzea alta. As sementes de cada uma das espécies foram caracterizadas quanto ao tamanho, massa fresca, teor de substâncias de reservas e germinação. Para avaliar a ocorrência das espécies nos dois tipos florestais foi feito levantamento das plântulas, dos indivíduos jovens e adultos em três áreas de 0,5 ha na várzea alta e em mais três na várzea baixa em uma floresta de várzea da Amazônia Central. Em seguida foi realizado um experimento em casa de vegetação, que avaliou o efeito da inundação em combinação com a interação interespecífica (dois tratamentos de inundação [não inundado, com rega diária; inundado, meristema apical submerso por 60 dias] x dois tratamentos de interação interespecífica [sem interação interespecífica; em interação interespecífica] x 20 réplicas), no crescimento e na biomassa das espécies. Para acessar a intensidade e a importância da interação foram calculados, a partir da biomassa total, respectivamente, o Índice de Interação Relativa e o Índice de Importância. Em campo, foi avaliado o efeito do tipo florestal em combinação com a interação interespecífica (dois tratamentos de tipo florestal [várzea baixa; várzea alta] x dois tratamentos de interação interespecífica [sem interação interespecífica; em interação interespecífica] x 20 réplicas), no crescimento das espécies. *Hura crepitans*, espécie da várzea alta, apresentou sementes com dimensões maiores, mais pesadas e com maior quantidade total em todas as substâncias de reserva avaliadas. No entanto, *Crataeva benthamii* apresentou maior germinabilidade, menor tempo médio de germinação, maior coeficiente de uniformidade da germinação, maior índice de velocidade de germinação, menor tempo médio de emergência e maior índice de velocidade de emergência. Plântulas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* foram encontradas tanto na várzea baixa quanto na várzea alta, porém em densidades diferentes. Em casa de vegetação o maior crescimento e a maior incorporação em biomassa de *Crataeva benthamii* ocorreram no tratamento inundado, ao contrário de *Hura crepitans*. Diante da inundação a espécie da várzea baixa, *Crataeva benthamii* favoreceu a incorporação em biomassa da espécie da várzea alta, *Hura crepitans*. Em campo não houve efeito nem da interação nem do tipo de habitat para *Crataeva benthamii*. No entanto, plântulas de *Crataeva benthamii*, principalmente nas florestas de várzea alta, tiveram o meristema apical e o caule predados até o colo, comprometendo a sobrevivência. Já *Hura crepitans*, apesar de não ter mostrado efeito da interação, teve maior crescimento na várzea baixa. Os resultados relacionados à biometria, o teor de substâncias de reserva e ao comportamento germinativo das sementes de ambas espécies auxiliam no entendimento das características relacionadas ao crescimento e estabelecimento das mesmas. Foram encontrados indícios que suportam a *hipótese do ponto-de-não-retorno*, no entanto, acredita-se que a herbivoria é tão importante quanto a inundação e a competição atuando no sentido de limitar a distribuição das espécies nas florestas de várzea alta. Os resultados mostram ainda que a espécie mais tolerante à inundação, *Crataeva benthamii* facilitou a incorporação em biomassa de *Hura crepitans*, corroborando assim a *hipótese do gradiente-de-estresse*.

Abstract

Mechanisms limiting the distribution of *Crataeva benthamii* Eichler (Capparideae) and *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) in a Central Amazonian várzea forest

Along the floodplain there is a flooding gradient that increases in height and length, from the highest to the lower portions of the topography. Differences in height and in time of flooding are reflected in the structure and plant diversity and distinguish low várzea forests of high várzea forests. However, the position that individuals of a species occupy is related both, flooding tolerance and competitive ability of species. The *point-of-no-return hypothesis* proposes that tree species highly adapted to flooding are not able to compete successfully in non-flooded. In addition, the *stress-gradient hypothesis* predicts that facilitation is more common in high abiotic stress conditions in relation to abiotic conditions more benign. This study aimed to understand the mechanisms that determining the distribution of tree species in two different forest types of the várzea the Central Amazon. For this, we selected the tree species *Crataeva benthamii* typical of low várzea and *Hura crepitans*, typical of high várzea. Seeds of each species were characterized according to size, fresh weight, content of reserves and germination. To evaluate the occurrence of the species in the two forest types was done a field survey of seedlings, young individuals and adults in areas three of 0.5 ha in low várzea and more three in high várzea of a várzea forest of Central Amazonian. Then an experiment was conducted in greenhouse, which evaluated the effect of flooding in combination with interspecific interaction (two flood treatments [not flooded with daily watering; flooding, apical meristem submerged for 60 days] x two interspecific interaction treatments [without interspecific interaction; in interspecific interaction] x 20 replicates), on the growth and biomass of the species. To access the intensity and importance of the interaction were calculated from the total biomass, respectively, the Relative Interaction Index and the Importance Index. In the field, we measured the effect of forest type in combination with interspecific interaction (two treatments of forest type [low várzea, high várzea] x two treatments of interspecific interaction [no interspecific interaction; in interspecific interaction] x 20 replicates) on the growth of the species. *Hura crepitans*, typical of high várzea, presented seeds larger, heavier and with greater total amount in all reserve substances evaluated. However, *Crataeva benthamii* showed higher germination, shorter mean germination time, higher coefficient of uniformity of germination, higher germination index, lower mean emergence time and higher emergence. Seedlings of *Crataeva benthamii* and *Hura crepitans* were found in both low várzea and in high várzea, but in different densities. In the greenhouse the fastest growing and largest incorporation in biomass of *Crataeva benthamii* occurred in the flooded treatment, unlike *Hura crepitans*. Under flood the low várzea species, *Crataeva benthamii* favored incorporation into biomass of the high várzea species, *Hura crepitans*. In the field there was no effect or interaction or the type of habitat to *Crataeva benthamii*. However, seedlings *Crataeva benthamii*, especially in high várzea, had the apical meristem and stem predated, compromising survival. Already *Hura crepitans*, despite not having shown an interaction effect, had higher growth in low várzea. The results related to biometrics, the amount of reserve substances and germination seeds of both species assist in the understanding of the characteristics related to the growth and establishment of the same. We found evidence to support the *point-of-no-return hypothesis*, however, it is believed that herbivory is important as flooding and competition acting to determining the distribution of species in high várzea. The results also showed that the species more tolerant to flooding, *Crataeva benthamii* facilitated the incorporation into biomass of *Hura crepitans*, thus confirming the *stress-gradient hypothesis*.

Sumário

Lista de Tabelas	x
Lista de Figuras	xii
INTRODUÇÃO GERAL	14
OBJETIVOS	17
OBJETIVO GERAL	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
Capítulo 1	19
RESUMO	21
ABSTRACT	21
Introdução	22
Material e métodos	25
Espécies do estudo	25
Coleta de solo e de frutos	26
Despolpe dos frutos e separação das sementes	27
Biometria das sementes	27
Teor de reservas orgânicas das sementes	27
<i>Análise de lipídios</i>	28
<i>Análise dos açúcares solúveis</i>	28
<i>Análise das proteínas</i>	29
Germinação	29
Análise Estatística	31
Resultados	31
Biometria das sementes	31
Reservas orgânicas de sementes	31
Germinação	32
Discussão	32
Conclusões	36
Agradecimentos	37
Bibliografia citada	37
Capítulo 2	44
RESUMO	46
ABSTRACT	46

Introdução	48
Material e Métodos	51
Critério de seleção das espécies	51
Biologia das espécies selecionadas	51
Levantamento demográfico	52
Produção das mudas em casa de vegetação	53
Delineamento do experimento em casa de vegetação	54
Delineamento do experimento em campo	55
Monitoramento e desempenho das plântulas	55
Análise Estatística	57
Resultados	58
Levantamento demográfico	58
Experimento em casa de vegetação	59
<i>Crescimento</i>	59
<i>Biomassa</i>	60
<i>Os índices de competição</i>	61
Experimento em campo	61
Discussão	62
Conclusões	68
Agradecimentos	70
Referências bibliográficas	70
SÍNTESE	93
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	95
APÊNDICE A	108
APÊNDICE B	109
APÊNDICE C	110
APÊNDICE D	111
APÊNDICE E	112
APÊNDICE F	113
APÊNDICE G	114
APÊNDICE H	115
APÊNDICE I	116
APÊNDICE J	117

Lista de Tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Média seguida do desvio padrão para a biometria das sementes de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*.42

Tabela 2. Média seguida do desvio padrão para o teor de reservas orgânicas em sementes de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*.42

Tabela 3. Média seguida do desvio padrão para as medidas da germinabilidade (G), do tempo médio de germinação (\bar{t}_g), do índice de velocidade de germinação (IVG), do coeficiente de uniformidade da germinação (CUG), da emergência (E), tempo médio de emergência (\bar{t}_e) e do índice de velocidade de emergência (IVE) de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*42

Capítulo 2

Tabela 1. Resultado do levantamento demográfico das plântulas (≤ 1 cm de DCC), dos indivíduos jovens (> 1 cm de DCC e ≤ 10 cm de diâmetro a 1,30 m) e dos indivíduos adultos (> 10 cm de diâmetro a 1,30 m) de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em floresta de várzea baixa (VB) e floresta de várzea alta (VA) da floresta de várzea do lago do Januari...79

Tabela 2. Resultados da ANOVA de medidas repetidas (valores de *F*) para altura e diâmetro do colo caulinar (DCC) e do teste de Kruskal-Wallis (valores de *H*) para o número de folhas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em casa de vegetação.80

Tabela 3. Resultado da ANOVA de dois fatores (valores de *F*) e do teste de Kruskal-Wallis (valores de *H*) para a biomassa da folha, biomassa do caule, biomassa da raiz, biomassa total, razão raiz parte aérea (RPA) e área foliar específica (AFE) de plântulas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* após 120 dias de experimento em casa de vegetação.....81

Tabela 4. Resultado da tabela de contingência para o número de indivíduos mortos e vivos observados e o número de indivíduos mortos e vivos esperados (entre parêntese) de *Crataeva*

benthamii após o término do experimento em campo em cada uma das combinações de tratamento.....82

Tabela 5. Resultado da ANOVA de medidas repetidas (valores de *F*) e do teste de Kruskal-Wallis (valores de *H*) para a altura, o número de folhas, o diâmetro do colo caulinar (DCC) e a área foliar (AF) de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em campo.....83

Lista de Figuras

Capítulo 1

Figura 1. Média do número de sementes germinadas de <i>Crataeva benthamii</i> e <i>Hura crepitans</i>	43
---	----

Capítulo 2

Figura 1. Relação entre a área foliar (m^2) e o comprimento da folha (cm) de plântulas de (A) <i>Crataeva benthamii</i> e (B) <i>Hura crepitans</i>	84
--	----

Figura 2. Distribuição do número de indivíduos por classe de diâmetro de <i>Crataeva benthamii</i> (A) na várzea baixa e (B) na várzea alta.....	84
---	----

Figura 3. Distribuição do número de indivíduos por classe de diâmetro de <i>Hura crepitans</i> (A) na várzea baixa e (B) na várzea alta.....	85
---	----

Figura 4. Média com erro padrão (A) da altura, (B) do diâmetro do colo caulinar (DCC) e (C) do número de folhas de <i>Crataeva benthamii</i> ao longo de 16 semanas de experimento em casa de vegetação.....	86
---	----

Figura 5. Média com erro padrão (A) da altura, (B) do diâmetro do colo caulinar (DCC) e (C) do número de folhas de <i>Hura crepitans</i> ao longo de 16 semanas de experimento em casa de vegetação.....	87
---	----

Figura 6. Média com erro padrão (A) da biomassa da folha, (B) do caule, (C) da raiz, (D) total, (E) da razão raiz parte aérea (RPA) e da (F) área foliar específica (AFE) de <i>Crataeva benthamii</i> após 120 dias de experimento em casa de vegetação.....	88
--	----

Figura 7. Média com erro padrão (A) da biomassa da folha, (B) do caule, (C) da raiz, (D) total, (E) da razão raiz parte aérea (RPA) e da (F) área foliar específica (AFE) de <i>Hura crepitans</i> após 120 dias de experimento em casa de vegetação.....	89
--	----

Figura 8. . Média com desvio-padrão (A) do Índice de Interação Relativa (*RII*, Armas *et al.* 2004) e (B) do Índice de Importância (*I_{imp}*, Seifan *et al.* 2010) com base na biomassa total de plântulas de *Crataeva benthamii* submetidas aos tratamentos não inundado (barras brancas) e inundado (barras pretas).....90

Figura 9. . Média com desvio-padrão (A) do Índice de Interação Relativa (*RII*, Armas *et al.* 2004) e (B) do Índice de Importância (*I_{imp}*, Seifan *et al.* 2010) com base na biomassa total de plântulas de *Hura crepitans* submetidas aos tratamentos não inundado (barras brancas) e inundado (barras pretas).....90

Figura 10. Média com erro padrão (A) da altura, (B) do diâmetro do colo caulinar (DCC), (C) do número de folhas e (D) da área foliar de *Crataeva benthamii* ao longo de 14 semanas de experimento em campo.....91

Figura 11. Média com erro padrão (A) da altura, (B) do diâmetro do colo caulinar (DCC), (C) do número de folhas e (D) da área foliar de *Hura crepitans* ao longo de 14 semanas de experimento em campo.....92

INTRODUÇÃO GERAL

A distribuição das espécies arbóreas e a estrutura da comunidade das florestas de várzea da Amazônia Central dependem tanto das diferenças topográficas, resultando em diferentes alturas e durações da inundação (Junk *et al.* 1989), quanto da sucessão natural da floresta (Worbes 1997). Na verdade, uma complexa mistura das variáveis abióticas geradas pelo processo anual de inundação e pela sucessão natural da floresta, como a altura e a duração da inundação, a textura do substrato e a magnitude da radiação solar incidente no chão da floresta, atuam em conjunto (Wittmann *et al.* 2010a). Ao longo da planície de inundação as condições de inundação e luz tendem a aumentar das porções mais altas para as porções mais baixa (Wittmann *et al.* 2002) e levam à ocorrência de dois distintos tipos de florestas de várzea, que diferem na composição, diversidade e arquitetura florestal: as florestas de várzea baixa, características por serem influenciadas por uma inundação média com altura entre 3 e 7,5 m, correspondendo a um período médio de inundação de 50 a 230 dias por ano; e as florestas de várzea alta, influenciadas por uma inundação média com altura menor que 3 m, correspondendo a um período de inundação menor que 50 dias por ano (Wittmann *et al.* 2002).

A ocorrência das espécies em cada um dos tipos florestais das várzeas (várzea baixa e várzea alta) é acompanhada por diferentes estratégias no que se refere ao estabelecimento e crescimento (Worbes *et al.* 1992). Em pequena escala, onde não ocorre nenhum limite para a dispersão, a distribuição das espécies irá refletir os filtros criados pela germinação de sementes, estabelecimento de plântulas, tolerâncias fisiológicas, interação com outras espécies na comunidade e interações bióticas com herbívoros, patógenos e mutualistas. Dessa forma, a distribuição diferencial das espécies leva a associações significativas entre as condições ambientais e as características funcionais das espécies de plantas (Ackerly 2003). As características funcionais são atributos morfo-fisio-fenológicos que afetam indiretamente o sucesso reprodutivo por meio de seus efeitos no crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle *et al.* 2007), e são diretamente responsáveis pela aquisição de recursos necessários para o crescimento (como luz, água, nutrientes e CO₂) e pela regulação das condições que influenciam o metabolismo (isto é, temperatura, turgor e pressão) (Ackerly 2003). Muitas características funcionais em plantas são conhecidas por serem universalmente importantes no

desempenho e por representar aspectos relativamente independentes das estratégias ecológicas (Poorter *et al.* 2008).

O estudo das características funcionais de sementes, tais como massa, teor e composição de substâncias de reservas e germinação são importantes porque variam em ambientes contrastantes e, portanto, fornecem indicações sobre a especialização de nicho e limitação de colonização, que são consideradas críticas na determinação da composição da comunidade em escalas locais e regionais (Kitajima 1999). Massa de sementes está ligada tanto a ecologia de reprodução e estabelecimento da plântula quanto à ecologia do crescimento vegetativo (Leishman *et al.* 2000). As substâncias estocadas nas sementes são importantes na determinação da viabilidade e rapidez da germinação, bem como, representam um fator essencial no crescimento inicial e estabelecimento das plântulas (Buckeridge *et al.* 2000; Kidson e Westoby 2000). As características da germinação de sementes estão intimamente relacionadas as estratégias de estabelecimento e sobrevivência de uma espécie em um local específico (Ng 1978; Ju-Hong 2009). O tempo de germinação é importante, porque, se uma semente germina muito cedo, a inundação poderia ainda não ter recuado e o crescimento da plântula pode ser inibido pelo alagamento. Se ela germina muito tarde, o precioso tempo antes do início da enchente seguinte é perdido (Parolin 2001b).

No entanto, para entender os limites na ocorrência das espécies arbóreas em um determinado tipo florestal da várzea, tanto da várzea alta quanto da várzea baixa, tão importantes quanto as características funcionais relacionadas às sementes são as características funcionais relacionadas às plântulas durante o processo de estabelecimento e crescimento, e como essas características são alteradas diante de estresse imposto pelos ambientes físico, biótico ou ambos. Dentre essas características utilizadas estão, a altura, o número de folhas, o diâmetro do colo caulinar, a biomassa, a área foliar específica e a razão raiz parte aérea. A altura da planta está associada com habilidade competitiva, fecundidade e com o intervalo de tempo que espécies de plantas têm geralmente para crescer entre distúrbios (como exemplo, inundação) (Cornelisses *et al.* 2003). O diâmetro do colo caulinar é o melhor preditor da sobrevivência da plântula (Mexal e Landis 1990). Por outro lado, atingir um determinado número de folhas e altura pode ser fatores responsáveis pela sobrevivência da plântula frente à próxima fase aquática (Parolin *et al.* 2003). A biomassa da planta é o melhor preditor do impacto da competição de uma espécie de planta escolhida sobre uma espécie alvo (Gaudet e Keddy 1988). Já valores baixos para a área foliar específica (AFE) tendem a

corresponder a investimentos relativamente altos em defesas de folhas e longa vida útil da folha. Assim, espécies em ambientes ricos em recursos tendem a ter maior AFE do que aquelas em ambientes com estresse de recursos, embora algumas espécies tolerantes à sombra da floresta sub-bosque são conhecidas por terem AFE notavelmente grande também (Cornelisses *et al.* 2003). Finalmente, a razão raiz parte aérea (RPA) reflete um investimento diferencial de fotossintatos entre os órgãos acima e abaixo do solo (Titlyanova *et al.* 1999).

A inundação é o fator mais limitante para o estabelecimento nas florestas alagáveis (Junk *et al.* 1989; Wittmann e Junk 2003). No entanto, a posição que os indivíduos de uma espécie ocupam ao longo do gradiente de inundação está relacionada não apenas à tolerância à inundação, mas também à capacidade competitiva das espécies (Junk *et al.* 1989; Lenssen *et al.* 2004). Uma das hipóteses que incorporam competição no entendimento do processo de ocupação dos tipos florestais da várzea (várzea baixa e várzea alta) é a *hipótese do ponto-do-não-retorno* (Wittmann *et al.* 2010a), que propõe que ao longo do processo de seleção, o elevado investimento em adaptações para tolerar inundações extremas fez com que as espécies arbóreas da várzea baixa perdessem sua capacidade competitiva em ambientes não inundados.

No entanto, interações planta-planta podem ser negativas (competição), positivas (facilitação) ou neutras (Pianka 1994; Bertness e Callaway 1994; Callaway 1997; Brooker *et al.* 2008). As plantas podem competir entre si respondendo às disponibilidades de recursos como luz, nutrientes, espaço, polinizadores e água, ou mesmo pela produção e pela liberação no ambiente de substâncias tóxicas (MacArthur 1972; Pianka 1994; Brooker *et al.* 2008), mas podem proteger uma à outra ao reduzir o estresse causado pela temperatura, por água ou por nutrientes, por meio do sombreamento, ou por simbiose nutricional; ou mesmo pela remoção de competidores ou predadores (Bruno *et al.* 2003; Brooker *et al.* 2008).

Na última década, cada vez mais trabalhos têm buscado entender e testar a extensão e a ocorrência de interações facilitadoras como resposta às condições ambientais “estressantes”. (ver Pugnaire e Luque 2001; Callaway *et al.* 2002; Liancourt *et al.* 2005; Luo *et al.* 2010; Soliveres *et al.* 2011), principalmente após a *hipótese do gradiente-de-estresse-físico* (Bertness e Callaway 1994), que prevê que a intensidade da facilitação e da competição irá mudar ao longo de um gradiente de estresse abiótico, sendo a facilitação mais frequente e importante em condições de estresse abiótico alto, enquanto que a competição é assumida como sendo mais frequente e importante em condições abióticas mais benignas.

Dessa forma, o primeiro capítulo desta dissertação tem como objetivo fazer uma caracterização e quantificação quanto aos aspectos morfométricos das sementes, reservas de sementes e comportamento germinativo de duas espécies arbóreas que ocorrem em diferentes tipos florestais da várzea, *Crataeva benthamii*, de ocorrência preferencial da várzea baixa e *Hura crepitans*, de ocorrência preferencial na várzea alta. Isso foi feito partindo do entendimento de que o conhecimento das características funcionais de sementes pode ser indicativo da adaptabilidade da espécie ao ambiente em que ela se encontra, e pode fornecer respostas aos padrões de crescimento e alocação em biomassa das plântulas.

Já o segundo capítulo tem como objetivo testar a *hipótese do ponto-do-não-retorno e do gradiente-de-estresse-físico*. Para isso foi feito inicialmente na floresta de várzea localizada no Lago do Januari um levantamento dos indivíduos de todas as classes diamétricas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*, para determinar se ambas as espécies se estabelecem nos dois tipos florestais. Em seguida foi realizado um experimento em casa de vegetação, que avaliou o efeito da inundação em combinação com a interação interespecífica no crescimento e na alocação em biomassa das espécies. Para avaliar o efeito da inundação sobre o balanço entre as interações foi calculado ainda o Índice de Interação Relativa (*RII*) e o Índice de Importância (*I_{imp}*). Em campo foi avaliado o efeito do tipo florestal em combinação com a interação interespecífica no crescimento das espécies.

OBJETIVOS

OBJETIVO GERAL

Entender os mecanismos que limitam a distribuição de espécies arbóreas em habitats das florestas de várzea da Amazônia Central. Para isso duas espécies dos dois diferentes tipos florestais das várzeas amazônicas, *Crataeva benthamii*, típica das florestas de várzea baixa e *Hura crepitans*, típica das florestas de várzea alta, foram utilizadas.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Comparar biometricamente as sementes de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*.

- b) Quantificar e comparar o teor das reservas orgânicas presentes nas sementes de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*.
- c) Determinar a o comportamento germinativo de sementes de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em casa de vegetação.
- d) Realizar levantamento dos indivíduos de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em campo.
- e) Comparar o crescimento inicial das plântulas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* submetidas a dois tratamentos de inundação (não inundado, com rega diária; inundado, meristema apical submerso por 60 dias) em combinação com dois tratamentos de interação interespecífica (sem interação interespecífica; em interação interespecífica) em casa de vegetação; e dois tratamentos de tipo florestal (várzea baixa; várzea alta) em combinação com dois tratamentos de interação interespecífica (sem interação interespecífica; em interação interespecífica) em campo.
- f) Comparar a incorporação e a alocação em biomassa das plântulas de *Crataeva benthamii* e de *Hura crepitans* submetidas a dois tratamentos de inundação (não inundado, com rega diária; inundado, meristema apical submerso por 60 dias) em combinação com dois tratamentos de interação interespecífica (sem interação interespecífica; em interação interespecífica) em casa de vegetação.
- g) Calcular os valores dos índices de Interação Relativa (RII) e de Importância (I_{imp}) para as plântulas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* e compará-los entre as plântulas não inundadas (com rega diária) e inundadas (com meristema apical submerso por 60 dias).

Silva, N.F. & Piedade, M.T.F. Biometria, teor das substâncias de reserva e germinação de sementes de duas espécies arbóreas de distintos tipos florestais da várzea Amazônica. Manuscrito formatado para Acta Amazonica.

1 Biometria, teor das substâncias de reserva e germinação de sementes de duas espécies
2 arbóreas de distintos tipos florestais da várzea Amazônica

3

4 Naara Ferreira da SILVA¹ e Maria Teresa Fernandez PIEDADE²

5

6 ¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.
7 Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69011970 Manaus, Amazonas, Brasil, Fone: (92)
8 3643-3265. Endereço eletrônico: naara_fs@hotmail.com.

9 ²Projeto INPA/ Max-Planck. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo,
10 2936, Petrópolis, CEP 69011970 Manaus, Amazonas, Brasil, Fone: (92) 3643-3266. Endereço
11 eletrônico: maitepp@inpa.gov.br.

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30

31

32

33 Biometria, teor das substâncias de reserva e germinação de sementes de duas espécies
34 arbóreas de distintos tipos florestais da várzea Amazônica

35

36 RESUMO

37

38 Florestas de várzea baixa caracterizam-se por altos níveis de insolação e prolongada
39 inundação, enquanto que nas florestas de várzea alta os níveis de insolação são baixos e a
40 inundação mais curta. Este estudo compara as características biométricas, o teor de reservas e
41 as estratégias de germinação adotadas por uma espécie arbórea da várzea alta, *Hura crepitans*,
42 e outra da várzea baixa, *Crataeva benthamii*. Foi avaliada a biometria de 50 sementes, medida
43 a massa fresca de 10 conjuntos de 10 sementes, caracterizados e quantificados os lipídios,
44 carboidratos solúveis e proteínas ($n = 4$), e avaliada a germinação em lotes de 25 sementes (n
45 $= 4$). As espécies diferem quanto à biometria, o teor das substâncias de reservas e o
46 comportamento germinativo. *Hura crepitans* apresentou sementes maiores, com maior massa
47 e teores de todas as substâncias de reserva avaliadas. *Crataeva benthamii* apresentou maior
48 germinabilidade, menor tempo médio de germinação, maior coeficiente de uniformidade da
49 germinação, maior índice de velocidade de germinação, menor tempo médio de emergência e
50 maior índice de velocidade de emergência. Nas florestas de várzea alta as espécies investem
51 em sementes maiores, com maior teor de reservas, para garantir a sobrevivência, o
52 estabelecimento e o escape da plântula da submersão, além de proteção contra ataques de
53 herbívoros e patógenos. Já nas florestas de várzea baixa as espécies compensam os estresses
54 ambientais garantindo que um maior número de indivíduos por coorte esteja presente na
55 próxima inundação, investindo em sementes menores, com menor teor de reservas, maiores
56 taxas de germinação, e menor tempo médio de germinação.

57

58 Palavras-chave: várzea alta, várzea baixa, tamanho de sementes, massa de sementes, reserva
59 de sementes, germinação.

60

61 Biometrics, organic reserve contents and germination of seed of two tree species of distinct
62 types forests of the Amazon várzea

63

64 ABSTRACT

65

66 Low várzea forests are characterized by high levels of insolation and prolonged flooding,
67 while in the high várzea forests the insolation levels are low and flood shorter. This study
68 compares the biometric characteristics, the content of reserves and the germination strategies
69 adopted by a tree species of high várzea forests, *Hura crepitans*, and another of low várzea
70 forests, *Crataeva benthamii*. We evaluated the biometrics of 50 seeds, measured the fresh
71 weight of 10 sets of 10 seeds, characterized and quantified lipids, carbohydrates and soluble
72 proteins ($n = 4$), and germination in batches of 25 seeds ($n = 4$). The species differ in
73 biometrics, the content of reserves and germination behavior. *Hura crepitans* seeds showed
74 larger, heavier and greater quantity of all reserves substances evaluated. *Crataeva benthamii*
75 showed higher germination, shorter mean germination time, higher coefficient of uniformity
76 of germination, higher germination index, lower mean emergence time and highest emergence
77 index. In high várzea forests species invest in larger seeds, with higher content of reserves to
78 ensure that seedling survival, establishment and submersion escape, plus protection against
79 attacks by herbivores and pathogens. Already in the low várzea forests the species outweigh
80 the environmental stresses ensuring a larger number of seedling per cohort is present in the

81 next flood, investing in smaller seeds, with lower content of reserves, higher germination and
82 lower mean germination time.

83

84 Keywords: high várzea, low várzea, seed size, seed fresh weight, seed reserves, germination.

85

86 **Introdução**

87

88 As florestas alagáveis associadas aos grandes rios amazônicos estão sujeitas a um
89 pulso de inundação monomodal e previsível, que gera uma alternância entre os ambientes
90 aquático (fase aquática) e terrestre (fase terrestre) (Junk *et al.* 1989). Esta alternância promove
91 modificações drásticas nas condições ambientais como alterações na estrutura
92 (Ponnamperuma 1972; 1984) e química (Kozłowski 1984) do solo e, conseqüentemente,
93 determina o ciclo de vida dos organismos, principalmente das espécies arbóreas (Junk 1983;
94 Junk *et al.* 1989). Na Amazônia Central a amplitude da inundação pode chegar até 10 m
95 correspondendo a um período de inundação de 230 dias por ano (Junk 1983; Junk *et al.* 1989;
96 Wittmann *et al.* 2002).

97 A distribuição de espécies arbóreas das florestas alagáveis está fortemente relacionada
98 com o nível da coluna de água ao longo do gradiente de inundação (Junk *et al.* 1989; Ayres
99 1993), uma vez que a inundação representa um fator limitante ao estabelecimento e
100 crescimento da vegetação (Junk *et al.* 1989; Parolin *et al.* 2002). Wittmann *et al.* (2002)
101 distinguiram dois habitats dentro das florestas de várzea. As florestas de várzea baixa, que
102 estão sujeitas a um período médio de inundação de 50 a 230 dias por ano em que a coluna de
103 água atinge uma altura entre 3 e 7,5 m, e as florestas de várzea alta, que estão expostas a um
104 período de inundação menor que 50 dias por ano em que a coluna de água não atinge valores
105 superiores a 3 m.

106 Dessa forma, nos níveis mais baixos do gradiente de inundação, o tempo que antecede
107 o período inundado subsequente é limitado há alguns meses por ano (Junk *et al.* 1989). Por
108 outro lado, o período de inundação médio nas florestas de várzea alta às vezes é inferior a dois
109 meses no ano, e pode excepcionalmente não ocorrer durante anos secos (Wittmann *et al.*
110 2006a). Este é, por exemplo, o caso de anos de El Niño, nos quais a precipitação na bacia é
111 menor, resultando em uma diminuição significativa na descarga do rio Amazonas e,
112 conseqüentemente, uma extensão da fase terrestre (Schöngart *et al.* 2004). Nas florestas de
113 várzea alta, portanto, a reduzida altura da coluna de água e a curta duração da inundação

114 fazem com que as condições predominantes para a regeneração na maior parte do ano sejam
115 terrestres, similares àquelas dos habitats não inundados (Wittmann e Junk 2003).

116 Wittmann e Junk (2003) demonstraram que a estrutura, a distribuição e a riqueza de
117 espécies em comunidades de plântulas nas florestas de várzea estão fortemente ligadas a
118 gradientes de inundação, mas que a composição de espécies também depende da estrutura do
119 dossel da floresta e da quantidade de radiação disponível durante o período de
120 estabelecimento da planta. A porcentagem de radiação que alcança o chão da floresta
121 representada pela taxa de radiação fotossinteticamente ativa (rPAR), encontrada nas florestas
122 de várzea alta é de apenas 1-3%, similar as condições de luz encontradas em florestas de terra
123 firme. Já nas florestas de várzea baixa, a rPAR pode alcançar de 3-5%, no estágio sucessional
124 tardio, até 70-100% no estágio primário de sucessão (Wittmann e Junk 2003). A baixa
125 radiação que alcança o chão das florestas de várzea alta favorece a ocorrência de espécies
126 tolerantes a sombra (como *Inga cinnamomea* Spruce ex Benth. (Fabaceae), *Banara nitida*
127 Spruce ex Benth. (Salicaceae), *Talisia cupularis* Radlk (Sapindaceae), *Duguetia quitarensis*
128 Benth. (Annonaceae), *Unonopsis floribunda* Diels (Annonaceae) e *Aniba riparia* (Nees) Mez.
129 (Lauraceae)), que germinam e se estabelecem abaixo do dossel fechado (Whitmore 1989).
130 Neste contexto, a composição, a diversidade e a arquitetura das florestas de várzea, dependem
131 primariamente das diferenças topográficas que geram diferentes alturas e durações de
132 inundação, mas também são fortemente relacionadas com o desenvolvimento natural dessas
133 florestas a partir da sucessão primária (Wittmann *et al.* 2002).

134 A composição de espécies de uma comunidade vegetal é uma consequência da
135 regeneração bem sucedida de espécies selecionadas a partir de um conjunto de espécies
136 potenciais disponíveis. Estudos comparativos das relações entre os atributos de sementes e
137 plântulas e os requisitos de regeneração das espécies são particularmente úteis neste contexto,
138 uma vez que tais características resultam da seleção natural operando ao longo da história de
139 vida das plantas (Kitajima 1999). Como pressões seletivas sobre os atributos de sementes e
140 plântulas variam em ambientes contrastantes, estes atributos fornecem indicações sobre a
141 especialização de nicho e limitação de colonização, que são considerados críticos para na
142 composição da comunidade em escalas locais e regionais (Kitajima 1999).

143 Os aspectos evolutivos que determinam o tamanho das sementes podem variar
144 consideravelmente, dependendo do ambiente físico e biológico que a plântula vai enfrentar.
145 Westoby *et al.* (1992) mostraram que o principal padrão observado como resposta à influência

146 do ambiente sobre a evolução no tamanho das sementes é que plântulas que se estabelecem
147 sob dossel fechado tendem a ter sementes grandes. Nas florestas alagáveis as espécies que se
148 estabelecem nos níveis mais baixos e com dossel mais aberto no gradiente de inundação têm
149 sementes com menor massa (Parolin 2000).

150 Em adição à biometria outros atributos das sementes são importantes, como o teor de
151 substâncias de reservas e o comportamento germinativo. As sementes contêm substâncias
152 armazenadas como fonte de reserva para suportar o crescimento inicial da plântula. Essas
153 substâncias são principalmente carboidratos, lipídios, e proteínas (Bewley e Black 1994), e
154 têm duas funções principais, atuar como fontes de energia para manter os processos
155 metabólicos em funcionamento, e como fontes de matéria para a construção de tecidos
156 vegetais que irão constituir a plântula. Ambas as funções relacionam-se com a manutenção e o
157 desenvolvimento do embrião até a formação de uma plântula que apresente capacidade de se
158 manter de forma autotrófica (Buckeridge *et al.* 2004).

159 A germinação rápida pode ser interpretada como uma característica de espécies cuja
160 estratégia é se estabelecer no ambiente o mais rápido possível, ou quando oportuno,
161 aproveitando as condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento do novo indivíduo
162 (Borghetti e Ferreira 2004). Essa situação pode ser criada, por exemplo, com a inundação.
163 Para as espécies arbóreas das áreas alagáveis o estabelecimento é restrito à fase terrestre, a
164 qual, dependendo da localização ao longo do gradiente topográfico, pode ter apenas poucos
165 meses (Oliveira Wittmann *et al.* 2007). Assim, o intervalo de tempo disponível para a
166 germinação é curto e o período correspondente à fase terrestre deve ser usado eficientemente
167 para o crescimento da plântula. Se as sementes germinam muito tarde, o período disponível
168 antes de a inundação ter início pode ser demasiadamente curto para permitir o sucesso no
169 estabelecimento (Parolin 2001a).

170 Nas áreas alagáveis plantas de diferentes estágios sucessionais podem apresentar
171 diferentes estratégias no que se refere à dispersão, estabelecimento e crescimento das espécies
172 arbóreas (Worbes *et al.* 1992; Wittmann *et al.* 2010a). Investigando as estratégias de
173 germinação e crescimento de plântulas de 31 espécies arbóreas das áreas alagáveis da
174 Amazônia Central, Parolin (2002a) identificou duas estratégias bem distintas permitindo o
175 sucesso no estabelecimento das plântulas em diferentes níveis do gradiente de inundação:
176 tolerância à submersão *versus* escape da submersão. Nos níveis topográficos mais baixos,
177 onde a altura e o tempo de inundação são mais elevados, o escape da submersão é impossível

178 e, portanto, a estratégia de tolerância à inundação é a mais eficiente. Já as plântulas que se
179 estabelecem nos níveis mais altos do gradiente de inundação investem em crescimento rápido
180 da parte aérea, que seja suficiente para manterem algumas folhas acima da coluna de água,
181 adotando a estratégia de escape da submersão. Além disso, nas florestas de várzea alta
182 predominam espécies tolerantes à sombra, enquanto que na várzea baixa ocorrem ambas,
183 tanto as espécies dependentes de luz quanto aquelas tolerantes à sombra (Wittmann e Junk
184 2003).

185 O objetivo deste estudo foi fazer uma caracterização da biometria, do teor de
186 substâncias de reserva e do comportamento germinativo de sementes de *Crataeva benthamii* e
187 *Hura crepitans*, espécies arbóreas de ocorrência em tipos distintos de florestas de várzea,
188 como base para o conhecimento da biologia reprodutiva dessas duas espécies e posterior
189 entendimento das estratégias de estabelecimento e crescimento adotadas por essas duas
190 espécies em resposta ao ambiente.

191

192 **Material e métodos**

193

194 Espécies do estudo

195

196 *Crataeva benthamii* Eichler pertence à família Capparideae. Nas florestas de várzea da
197 Amazônia é encontrada principalmente nas porções mais baixas da topografia, em uma altura
198 média de inundação de 5,1 m. De hábito arbóreo, alcança em média 23 m de altura e 48,3 cm
199 de DAP (Wittmann *et al.* 2006b), sendo considerada uma espécie do estágio secundário e do
200 estágio tardio de sucessão da várzea baixa (Wittmann e Junk 2003; Wittmann *et al.* 2010b). *C*
201 *benthamii* está incluída entre as 30 espécies mais importantes e mais frequentes nas florestas
202 de várzea baixa da bacia Amazônica (Wittmann *et al.* 2006a). Apresenta base do tronco reta a
203 acanalada. Ritidoma marrom, densamente lenticelado, liso. Floema creme, com anéis de
204 crescimento distintos, alburno branco, com cheiro de alho. Ramos jovens verdes com
205 lenticelas brancas. Fenologia foliar do tipo decídua (Parolin *et al.* 2003), folhas alternas,
206 compostas, trifoliadas, com pecíolo alongado. Flores com pétalas brancas, multi-estaminadas,
207 estames roxos. Frutos são bagas redondas verdes a marrons, com epicarpo lenticelado.
208 Floração e frutificação durante a cheia (Wittmann *et al.* 2010b). Germinação do tipo epígea
209 (Parolin *et al.* 2003).

210 *Hura crepitans* L. pertence à família Euphorbiaceae. Nas florestas alagáveis ocorre
211 principalmente nas porções mais altas da topografia, em altura média de inundação de 2 m.
212 Apresenta hábito arbóreo, e alcança em média 35 m de altura e 52,3 m de DAP (Wittmann *et*
213 *al.* 2006b). *Hura crepitans* é uma espécie clímax das florestas de várzea alta (Conserva 2007),
214 listada entre as 30 espécies mais importantes e mais frequentes nas florestas de várzea alta da
215 bacia Amazônica (Wittmann *et al.* 2006a). Possui base reta, tronco engrossado na base.
216 Ritidoma fissurado, lenticelado, às vezes com espinhos. Floema marrom escuro, alburno café.
217 Látex branco aquoso. Fenologia foliar do tipo perenifólia (Conserva 2007), folhas simples,
218 espiralmente agregadas, ovadas, com borda serreada, pecíolo longo e um par de glândulas na
219 base da lâmina foliar. Flor feminina solitária, com longo pedúnculo, roxa, flor masculina em
220 espigas (Wittmann *et al.* 2010b). Fruto esquizocárpico desfeito em coca na maturação,
221 medindo de 3 a 5 cm de diâmetro e possuindo de 10-20 cocas. Germinação do tipo epígea
222 (Conserva 2007).

223

224 Coleta de solo e de frutos

225

226 O solo foi coletado no período da enchente (março) de 2011 em uma floresta
227 periodicamente inundada localizada entre os rios Negro e Solimões, 10 km a sudoeste de
228 Manaus, na região do lago do Janauari (S03°13'05,7" W060° 01'12,9"), que durante o período
229 da cheia sofre a influência da inundação do rio Solimões. O solo foi embalado em sacos
230 plásticos de polietileno e conduzido à casa de vegetação do Projeto INPA/Max-Planck, onde
231 foi acondicionado em local apropriado até o início do experimento.

232 Frutos maduros de *Crataeva bentharii* foram coletados em abril de 2011 no lago do
233 Camaleão (S03°14'42,64" W59°57'14,09"), localizado na Ilha da Marchantaria, no município
234 de Iranduba, a aproximadamente 15 km de Manaus. Frutos maduros de *Hura crepitans* foram
235 coletados em maio de 2011, no Lago do Janauari (S03°13'05,7" W060° 01'12,9") 10 km a
236 sudoeste de Manaus. Os frutos foram coletados diretamente de 10 plantas-mãe por espécie e
237 guardados em sacos plásticos devidamente identificados. Em seguida, foram levados à casa de
238 vegetação do Projeto INPA/Max-Planck para a realização dos experimentos.

239

240

241

242 Despolpe dos frutos e separação das sementes

243

244 Na casa de vegetação do Projeto INPA/ Max-Planck os frutos maduros coletados das
245 10 plantas-mãe de cada uma das espécies foram despolpados e as sementes foram separadas
246 de forma que cada planta mãe contribuísse com a mesma quantidade de sementes. As
247 sementes separadas de cada uma das plantas-mãe foram homogeneizadas. Sementes que
248 apresentaram algum sinal de dano foram descartadas da amostra.

249

250 Biometria das sementes

251

252 Do grupo de sementes homogeneizadas foram retiradas aleatoriamente 50 sementes
253 por espécie ($n = 50$ sementes de 10 plantas-mãe por espécie). Foi medido o comprimento, a
254 largura e espessura das sementes usando um paquímetro digital (modelo Kingtools) com
255 precisão de 0,01 mm.

256 Em seguida, foram retirados aleatoriamente mais 10 conjuntos com 10 sementes ($n =$
257 10 conjuntos com 10 sementes provenientes de 10 plantas-mãe por espécie) para a pesagem
258 da massa fresca por meio de uma balança analítica (modelo Belmarq 210 A), com capacidade
259 para 210 g e precisão de 0,0001.

260

261 Teor de reservas orgânicas das sementes

262

263 Para a realização dos ensaios bioquímicos para caracterização e quantificação das
264 reservas orgânicas frutos maduros de 10 plantas-mãe por espécie foram despolpados e as
265 sementes sem sinais de danos foram separadas. Em seguida, foram retiradas aleatoriamente 10
266 sementes de cada uma das cinco plantas-mãe por espécie, totalizando 100 sementes.
267 Inicialmente as sementes tiveram o tegumento retirado manualmente e o embrião mais o
268 endosperma separados em quatro lotes com no mínimo 12 g de massa fresca. Em seguida esse
269 material foi seco em estufa a 45 °C até massa constante, e triturado para a análise de lipídios,
270 carboidratos e proteínas. As análises foram feitas nos laboratórios do Projeto INPA/Max-
271 Planck.

272

273

274 *Análise de lipídios*

275

276 Foram utilizadas 3 g de material desidratado e moído em cada uma das quatro
277 repetições. Esse material foi colocado em cartuchos feitos de papel de filtro. Em seguida o
278 cartucho foi tampado com um chumaço de algodão e amarrado com barbante. Em seguida os
279 cartuchos foram colocados em aparelho de Soxhlet e ao balão do Soxhlet foram adicionados
280 200 mL de éter de petróleo. A extração ocorreu ao longo de 10 refluxos. Após a extração o
281 óleo misturado ao solvente foi colocado em banho-maria a 40 °C, para evaporação do
282 solvente. Após a completa evaporação do solvente o óleo foi transferido para um vidro
283 previamente pesado. A concentração de lipídios foi estimada com base na subtração do peso
284 do vidro com o óleo pelo peso do vidro vazio. A massa desengordurada foi reservada para
285 extrair açúcares solúveis e proteínas.

286

287 *Análise dos açúcares solúveis*

288

289 Para análise dos açúcares solúveis amostras de 0,5 g do material desidratado foram
290 homogeneizadas em 10 mL de metanol-cloroformio-água (12:5:3) v/v/v em temperatura entre
291 50 a 60 °C (Bielesk e Turner 1966). Em seguida a mistura foi agitada no vortex e permaneceu
292 em descanso por cinco minutos. Em seguida, a mistura foi colocada em tubos de centrífuga
293 com capacidade para 15 mL e centrifugados a 5.000 rpm durante 15 minutos. Após uma nova
294 centrifugação a 5.000 rpm durante 15 minutos, o sobrenadante foi coletado. Em seguida, foi
295 colocado 15 mL de clorofórmio e 15 mL de água destilada ao sobrenadante em funil de
296 separação. Após a separação das fases o sobrenadante (solução de açúcares solúveis) foi
297 recolhido e o volume foi anotado. Em seguida foi preparado o “branco” com 1 mL de água
298 destilada e mais 5 mL de antrona. Os tubos das “amostras” tinham 0,02 mL da solução de
299 açúcares solúveis mais 0,9 de água destilada e mais 5 mL de antrona. Em seguida os tubos
300 foram tampados e colocados em banho-maria fervente por 10 minutos. Em seguida foram
301 esfriados em gelo e na sequência deixados à temperatura ambiente. As leituras
302 espectrofotométricas foram efetuadas em 625 nm usando glicose/Sigma® como padrão por
303 meio do espectrofotômetro UNIKON (modelo 930).

304

305

306 *Análise das proteínas*

307

308 As proteínas foram extraídas de acordo com o método descrito por Passos (1996), e a
309 concentração de proteínas mensuradas de acordo com Bradford (1976), usando albumina
310 sérica bovina (BSA/Sigma®) como padrão. Amostras de 1 g para *Crataeva benthamii* e 0,5 g
311 para *Hura crepitans* de material desidratado e desengordurado foram colocadas em tubos de
312 ensaio com 10 mL de etanol a 80%. Em seguida foram colocados em banho-maria fervente
313 por 10 minutos. Em seguida, as amostras foram centrifugadas a 5.000 rpm por 5 minutos.
314 Após uma nova centrifugação a 5.000 rpm por 5 minutos o sobrenadante foi descartado. Em
315 seguida foi adicionado 10 mL de clorofórmio-etanol (2:1) ao pelet que ficou no tubo da
316 centrífuga e agitado no vortex. Na sequência o material foi levado a banho-maria a 50 °C por
317 20 minutos. Em seguida foi centrifugado a 5.000 rpm por 5 minutos (2x). O sobrenadante foi
318 descartado e ao pelete foi adicionado 5 mL de NaOH a 0,1 N. Em seguida foi homogeneizado
319 no vortex e deixado descansar por 10 minutos. Em seguida foi centrifugado a 5.000 rpm por
320 5 minutos (2x). Foi anotado o volume do sobrenadante (extrato protéico). Em seguida foi
321 adicionado 0,01 mL do extrato protéico, 0,09 mL de água destilada, 2 mL de água destilada e
322 mais 3 mL de solução corante contendo azul de comassie (Coomassie Blue G-250), etanol e
323 ácido fosfórico e, após 5 minutos de repouso foram feitas leituras espectrofotométricas a 595
324 nm por meio do espectrofotômetro UNIKON (modelo 930).

325

326 Germinação

327

328 Das sementes homogeneizadas foram retiradas 100 sementes por espécie. As sementes
329 foram colocadas para germinar em bandejas germinadoras plásticas (56 cm de comprimento x
330 28 cm de largura x 6,15 cm de altura) em solo de várzea. Para cada espécie foram utilizadas
331 quatro repetições com 25 sementes cada. Durante a execução do experimento de germinação a
332 temperatura média na casa de vegetação do Projeto INPA/ Max-Planck foi de 28,35° C, sendo
333 a mínima de 24,4° C e a máxima de 32,3° C. Todas as sementes foram irrigadas diariamente
334 com água proveniente do poço artesiano do INPA e acompanhadas durante 60 dias. A
335 germinabilidade (G, %), a emergência (E, %), o tempo médio de germinação (\bar{t}_g , dias) e o
336 tempo médio de emergência (\bar{t}_e , dias) descritos por Labouriau (1983); o índice de velocidade
337 de germinação (IVG, sementes.dia⁻¹) e o índice de velocidade de emergência (IVE,

338 plântulas.dia⁻¹) descritos por Maguire (1962) e o coeficiente de uniformidade de germinação
 339 (CUG, dia⁻²) descrito por Heydecker (1973) foram calculados para cada espécie. As fórmulas
 340 utilizadas foram as seguintes:

341

$$G = \left(\sum n_i \cdot N^{-1} \right) 100$$

342

$$E = \left(\sum p_i \cdot P^{-1} \right) 100$$

343

$$\bar{t}_g = \frac{\sum_{i=1}^{t_f} n_i t_i}{\sum_{i=1}^{t_f} n_i}$$

344

$$\bar{t}_e = \frac{\sum_{i=1}^{t_f} p_i t_i}{\sum_{i=1}^{t_f} p_i}$$

345

$$IVG = \frac{n_1}{t_1} + \frac{n_2}{t_2} + \dots + \frac{n_n}{t_n}$$

346

$$IVE = \frac{p_1}{t_1} + \frac{p_2}{t_2} + \dots + \frac{p_n}{t_n}$$

347

$$CUG = \sum_{i=1}^{t_f} n_i / \sum_{i=1}^{t_f} (\bar{t} - t_i)^2 n_i; \text{ sendo } \bar{t} = \frac{100}{CRG}; CRG = \left(\sum_{i=1}^{t_f} n_i / \sum_{i=1}^{t_f} n_i t_i \right) 100$$

348

349 Onde, n_i é o número de sementes germinadas no i -ésimo dia; N é o número total de
 350 sementes colocadas para germinar; p_i é o número de plântulas emergidas no i -ésimo dia; P é o
 351 número total de sementes germinadas; t_i é o tempo entre o início do experimento e i -ésima
 352 observação (dia); t_f é o último tempo de observação (dia); n_1, n_2, \dots, n_n é o número de sementes
 353 germinadas na primeira, segunda até i -ésima observação; p_1, p_2, \dots, p_n é o número de plântulas
 354 emergidas na primeira, segunda até n -ésima observação; t_1, t_2, \dots, t_n é o tempo entre o início do
 355 experimento e a primeira, segunda até a i -ésima observação (dia).

356 Para a avaliação dos parâmetros acima “germinação” foi definida como o estágio em
357 que ocorreu a protrusão da raiz e “emergência”, o estágio em que ocorreu a expansão da
358 primeira folha (eófilo).

359

360 Análise Estatística

361

362 A normalidade foi verificada por meio do teste de Shapiro-Wilk. Os dados que não
363 apresentaram distribuição normal foram transformados em raiz quadrada para normalização.
364 Para os dados que mesmo após a transformação continuaram não apresentando distribuição
365 normal foi utilizado o teste não paramétrico de Mann-Whitney para a comparação entre as
366 médias. Para os dados que apresentaram distribuição normal foi aplicado o teste t de *Student*
367 para a comparação entre as médias.

368

369 **Resultados**

370

371 Biometria das sementes

372

373 O comprimento das sementes diferiu ($U = 2500,000$; $P = 0,000$; $n = 50$) entre
374 *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*. Além do comprimento também diferiram entre as
375 espécies a largura ($U = 2500,000$; $P = 0,000$; $n = 50$), a espessura ($t = 8,529$; $gl = 98$; $P =$
376 $0,000$; $n = 50$), e o massa fresca ($t = 64,767$; $gl = 18$; $P = 0,000$; $n = 10$ conjuntos de 10
377 sementes). Em todas as medidas avaliadas a espécie da várzea alta, *Hura crepitans*,
378 apresentou os maiores valores (Tabela 1).

379

380 Reservas orgânicas de sementes

381

382 Os lipídios foram as substâncias de reserva encontradas em maior quantidade tanto nas
383 sementes de *Crataeva benthamii* quanto nas de *Hura crepitans*, seguidos das proteínas e dos
384 açúcares solúveis, respectivamente.

385 O teor de lipídios diferiu ($U = 0,000$; $P = 0,021$; $n = 4$) entre a espécie da várzea baixa
386 e da várzea alta. Além dos lipídios também diferiram entre as espécies os teores de proteínas
387 ($U = 0,000$; $P = 0,021$; $n = 4$) e de açúcares solúveis ($t = -5,688$; $gl = 6$; $P = 0,001$; $n = 4$).

388 Para todas as substâncias de reserva avaliadas *Hura crepitans* apresentou as maiores
389 quantidades (Tabela 2).

390

391 Germinação

392

393 Tanto *Crataeva benthamii* quanto *Hura crepitans* apresentaram um pico de
394 germinação bem definido ao longo do tempo. No entanto, *Crataeva benthamii* apresentou
395 uma germinação mais uniforme, ao passo que, *Hura crepitans* apresentou uma germinação
396 mais espalhada no tempo com vários picos menores de germinação após o pico principal
397 (Figura 1).

398 A germinabilidade diferiu ($t = 3,656$; $gl = 6$; $P = 0,011$; $n = 4$) entre as espécies, tendo
399 *Crataeva benthamii* apresentado uma maior porcentagem de sementes germinadas do que
400 *Hura crepitans*. O tempo médio de germinação também diferiu ($t = -10,954$; $gl = 6$; $P =$
401 $0,000$; $n = 4$) entre as espécies, tendo *Hura crepitans* apresentado um maior tempo médio de
402 germinação das sementes do que *Crataeva benthamii*. O índice de velocidade de germinação
403 também foi diferente ($t = 15,274$; $gl = 6$; $P = 0,000$; $n = 4$) entre as espécies. As sementes de
404 *Crataeva benthamii* germinaram aproximadamente duas vezes mais rápido do que *Hura*
405 *crepitans*. O coeficiente de uniformidade de germinação também diferiu ($t = 3,18$; $gl = 6$; $P =$
406 $0,018$; $n = 4$) entre as espécies, com *Crataeva benthamii* tendo apresentado uma germinação
407 mais uniforme ao longo do tempo. Por outro lado, a emergência não foi diferente ($U = 4,500$;
408 $P = 0,282$; $n = 4$) entre as espécies. No entanto, o tempo médio de emergência diferiu entre as
409 espécies ($t = -14,652$; $gl = 6$; $P = 0,000$; $n = 4$), tendo *Crataeva benthamii* um tempo médio de
410 emergência menor do que as sementes de *Hura crepitans*. Também houve diferença no índice
411 de velocidade de emergência ($t = 22,600$; $gl = 6$; $P = 0,000$; $n = 4$) entre as espécies dos dois
412 tipos de habitats (Tabela 3).

413

414 **Discussão**

415

416 Plântulas de espécies que se estabelecem nos níveis mais baixos da topografia estão
417 sujeitas a um ambiente com maior entrada de luz (Wittmann e Junk 2003), e com inundação
418 que ultrapassa 230 dias por ano (Wittmann *et al.* 2002), condições sob as quais apenas
419 espécies altamente adaptadas sobrevivem. Uma vez nesse ambiente, a melhor estratégia de

420 reprodução é o baixo investimento em tamanho, peso fresco e no teor de substâncias de
421 reserva das sementes. Assim como observado neste estudo, onde a espécie da várzea baixa,
422 *Crataeva benthamii*, apresentou sementes menores, mais leves e com menor teor de reservas
423 quando comparada a espécie da várzea alta, *Hura crepitans*. Isso porque as plântulas estão em
424 um ambiente com maior oferta de luz, não precisando, portanto, investir em grandes
425 quantidades de reserva, para garantir a sobrevivência da plântula, e também porque não
426 poderão escapar da inundação total e, portanto precisam adotar estratégias diferentes como
427 adaptações fisiológicas e morfológicas que lhes permitam tolerar várias semanas ou mesmo
428 meses de submersão. Para plântulas de *Crataeva benthamii* submetidas ao alagamento já são
429 bem documentadas essas adaptações, como formação de lenticelas (Parolin 2001a; Parolin
430 2001b), raízes adventíceas (Parolin 2001b), perda de folhas antigas (Parolin 2001a; Parolin
431 2001b; Parolin 2002b) e produção de folhas novas (Parolin 2001b).

432 Por outro lado, plântulas de espécies que se estabelecem nos níveis mais altos estão
433 sujeitas a um ambiente com pouca entrada de luz (Wittmann e Junk 2003), onde a inundação
434 média é de 50 dias por ano (Wittmann *et al.* 2002), e que pode excepcionalmente não ocorrer
435 durante anos secos (Wittmann 2006a). Uma vez nesses ambientes as espécies tendem a
436 investir em sementes maiores e mais pesadas com maior teor de substâncias de reserva
437 (Westoby *et al.* 1992; Parolin 2000), como observado para *Hura crepitans*. Isso garante a
438 emergência da serrapilheira, a captura da pequena quantidade de luz que alcança o chão da
439 floresta, escape da inundação e maior defesa contra herbívoros. Em ambientes onde a
440 disponibilidade de luz é baixa, o crescimento e o estabelecimento das plantas dependem de
441 uma alta quantidade de reserva energéticas (Melo *et al.* 2004) e de investimento em defesas,
442 uma vez que o custo de reposição das estruturas danificadas pelos herbívoros é alto (Coley *et*
443 *al.* 1985). Além disso, espécies que não toleram a inundação precisam investir no crescimento
444 em altura como uma adaptação para escapar da inundação total (Parolin 2000; Parolin *et al.*
445 2002).

446 Neste estudo observamos que a espécie da várzea alta, *Hura crepitans*, apresentou os
447 maiores valores para o tamanho/ massa fresca das sementes e também para o tempo médio de
448 germinação. Possivelmente, espécies da várzea baixa têm sido selecionadas para a produção
449 de sementes menores com menor massa fresca para garantir uma germinação mais rápida,
450 uma vez que estas espécies estão sujeitas a um período de submersão de até 270 dias por ano
451 (Junk *et al.* 1989), limitando o tempo de estabelecimento a aproximadamente três meses por

452 ano. Norden *et al.* (2008) usando uma base de dados de 1037 espécies arbóreas de cinco áreas
453 tropicais do mundo encontrou forte evidência de relação positiva entre o tempo médio de
454 germinação e a massa das sementes. Os autores sugeriram quatro mecanismos responsáveis
455 por esse padrão: (i) o embrião de uma grande semente requer mais tempo para se desenvolver
456 antes da emergência da plântula; (ii) as sementes pequenas têm uma área de superfície maior
457 em relação à massa, portanto têm uma capacidade de absorção de água mais rápida do que
458 sementes grandes; (iii) espécies com grandes sementes investem mais recursos em defesas
459 físicas tais como endocarpo espesso ou tegumento da semente, o que pode atrasar a
460 germinação, limitando a troca de oxigênio, ou agindo como um estresse físico para o
461 crescimento do embrião e; (iv) sementes grandes podem apresentar dormência física, como a
462 presença de tegumentos impermeáveis à água.

463 Diferenças na biometria das sementes se manifestaram no teor das substâncias de
464 reserva, mas não no comportamento germinativo das mesmas. Apesar de *Hura crepitans* ter
465 sido a espécie com maior massa de semente e também maior teor em todas as substâncias de
466 reservas analisadas, foi *Crataeva benthamii* que apresentou maior germinabilidade, menor
467 tempo médio de germinação, maior coeficiente de uniformidade da germinação, maior índice
468 de velocidade de germinação e maior índice de velocidade de emergência. A alta germinação
469 observada em *Crataeva benthamii* garante que um maior número de indivíduos daquela
470 coorte esteja disponível quando a inundação chegar, já que as taxas de mortalidade em
471 plântulas sujeitas a grandes inundações são altas (Oliveira Wittmann *et al.* 2007). Além disso,
472 a germinação mais concentrada no tempo e um maior índice de velocidade de emergência de
473 *Crataeva benthamii* podem garantir que os novos indivíduos aproveitem ao máximo o curto
474 período com condições favoráveis no ambiente, uma vez que o tempo antes do próximo
475 período inundado é limitado à apenas alguns meses por ano (Junk *et al.* 1989). Além disso,
476 uma germinação mais espalhada ao longo do tempo (Norden *et al.* 2008) pode atuar como
477 uma forma de compensar os riscos associados ao ambiente ou mesmo como reposta à falta de
478 periodicidade de inundação. Adicionalmente, a menor germinabilidade de *Hura crepitans*
479 pode estar associada não à inviabilidade das sementes, mas sim a algum processo de
480 retardamento da germinação.

481 Por outro lado apesar de *Crataeva benthamii* apresentar maiores valores de
482 germinação, as porcentagens de emergência não diferiram entre as espécies. Isto significa
483 dizer que a espécie da várzea alta atinge o mesmo nível de emergência das sementes que a

484 espécie da várzea baixa com um menor número de sementes. Ou seja, o processo de formação
485 da plântula é mais eficiente em *Hura crepitans* do que em *Crataeva benthamii*. Isso
486 provavelmente está relacionado com um maior investimento em reservas nas sementes ou
487 mesmo com a aerodinâmica das plântulas, uma vez que *Hura crepitans* apresenta radículas
488 maiores e mais grossas que aderem com mais firmeza no solo, enquanto que em *Crataeva*
489 *benthamii* muitas vezes foi observado o apodrecimento da radícula antes mesmo que o
490 crescimento do hipocótilo e, conseqüentemente, a expansão da primeira folha caracterizando a
491 emergência pudesse ocorrer (observação pessoal).

492 Nas duas espécies do estudo o principal componente de reserva foram os lipídios,
493 seguidos das proteínas e dos carboidratos solúveis. Em muitas espécies os lipídios são as
494 principais substâncias de reservas nas sementes (Graham 2008; Yang *et al.* 2009), e tanto eles
495 quanto os carboidratos atuam como fonte de energia e carbono para a germinação das
496 sementes e o desenvolvimento das plântulas (Buckeridge *et al.* 2004). No entanto, a
497 mobilização de uma determinada substância de reserva para um ou outro processo é
498 dependente da espécie (Graham 2008) e/ou pode ser influenciada pelos componentes dessas
499 substâncias, que por sua vez, respondem ao ambiente em que um indivíduo se estabelece
500 (Ferreira *et al.* 2009).

501 Uma explicação para as diferenças encontradas no teor de reservas de sementes e o
502 comportamento germinativo entre *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* é que além da
503 mobilização de uma determinada reserva variar entre espécie ela pode ser reflexo também de
504 diferentes compostos das substâncias de reserva. O resultado encontrado neste estudo em que
505 *Crataeva benthamii* apresentou menores teores de reservas de sementes, apesar dos melhores
506 resultados na germinação, possivelmente deve estar relacionado à mobilização das substâncias
507 e/ou dos componentes das substâncias de reserva de sementes. É possível que para *Crataeva*
508 *benthamii* as reservas ou seus componentes mobilizados durante o desenvolvimento possam
509 estar ligados com os processos germinativos, enquanto que aqueles para *Hura crepitans*
510 estejam ligados ao estabelecimento das plântulas (Ferreira *et al.* 2009).

511 Graham (2008) mostrou para *Arabidopsis* (Brassicaceae), um gênero particularmente
512 importante, pois inclui a espécie *Arabidopsis thaliana* que tem sido utilizada como organismo
513 modelo para estudo da biologia genética vegetal, a mobilização dos lipídios não é essencial
514 para a germinação das sementes, mas sim para o estabelecimento de plântulas. Ferreira *et al.*
515 (2009) encontram diferentes composições de carboidratos entre populações de *Himatanthus*

516 *sucuuba* (Apocynaceae) de ambientes de várzea e de terra-firme (ecossistema não sujeito a
517 inundações). Para as sementes das populações da várzea a maior quantidade dos carboidratos
518 estocados correspondeu àqueles mobilizados durante o desenvolvimento das plântulas,
519 enquanto que na terra-firme estes foram ligados aos processos germinativos. Esses dados
520 demonstram que a mobilização de uma determinada substância de reserva para uma ou outra
521 função é espécie-específica, e pode estar ligada a ecótipos, podendo ainda estar relacionada a
522 frações específicas dos componentes das substâncias de reservas.

523 As proteínas foram as substâncias de reserva encontradas com a segunda maior
524 quantidade nas sementes de ambas as espécies, sendo que nas sementes de *Hura crepitans*
525 essa quantidade foi aproximadamente três vezes maior do que nas sementes de *Crataeva*
526 *benthamii*. As proteínas têm como função armazenar principalmente o nitrogênio e enxofre,
527 essenciais para a síntese de proteínas, ácidos nucléicos e compostos secundários na plântula
528 em crescimento (Buckeridge *et al.* 2004). É possível que o maior investimento em biomassa
529 nas sementes de *Hura crepitans* venha também acompanhado da produção de compostos
530 secundários para assegurar uma menor predação.

531

532 **Conclusões**

533

534 Os resultados deste estudo mostraram que *Crataeva benthamii*, a espécie da várzea
535 baixa, apresenta sementes menores, mais leves, com menor teor de reservas nutritivas, maior
536 germinabilidade, menor tempo médio de germinação, maior coeficiente de uniformidade da
537 germinação, maior índice de velocidade de germinação, menor tempo médio de emergência e
538 maior índice de velocidade de emergência quando comparada à espécie que se estabelece na
539 várzea alta, *Hura crepitans*. Juntamente com trabalhos com outras espécies arbóreas nas áreas
540 alagáveis, os resultados deste estudo levam a crer que diferenças na biometria e no teor de
541 reservas das sementes, como também nas estratégias germinativas entre espécies arbóreas dos
542 diferentes tipos florestais da várzea amazônica caracterizam um padrão comum nas nessas
543 florestas. Apesar do eventual peso de atributos intrínsecos das espécies, que não foram
544 avaliados neste estudo, esses resultados, possivelmente, estão refletindo o tipo de floresta de
545 várzea que as espécies ocupam, explicando suas distribuições naturais.

546

547 **Agradecimentos**

548

549 A FAPEAM e ao PRONEX– FAPEAM/CNPq “Tipologias Alagáveis” pelo apoio
550 financeiro. Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Projeto INPA/Max-
551 Planck pelo apoio logístico. A Dr^a Maria Astrid Liberato e a Heloíde de Lima Cavalcante pelo
552 valioso auxílio nas análises das reservas orgânicas das sementes.

553

554 **Bibliografia citada**

555

556 Ayres, J.M.C. 1993. *As matas de várzea do Mamirauá*. Sociedade Civil de Mamirauá,
557 Brasília, DF, Brasil. 123 pp.

558

559 Bewley, J.D.; Black, M. 1994. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum
560 Press, New York, NY. 445 pp.

561

562 Bielesek, R.L.; Turner, N.A. 1966. Separation and estimation of amino acids in crude plant
563 extracts by thin layer electrophoresis and chromatography. *Analytical Chemistry*, 17: 278-282.

564

565 Borghetti, F.; Ferreira, A.G. 2004. Interpretação de resultados de germinação, p. 209-224. In:
566 Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (Orgs.). *Germinação. Do básico ao aplicado*. Artmed, Porto
567 Alegre, Rio Grande do Sul.

568

569 Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram
570 quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*,
571 72: 248-254.

572

573 Buckeridge, M. S.; Aida, M.P.M.; Santos, H.P.; Tiné, M.A.S. 2004. Acúmulo de reservas, p.
574 31-50. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (Orgs.). *Germinação. Do básico ao aplicado*. Artmed,
575 Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

576

577 Coley, P.D.; Bryant, J.P.; Chapin, S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore
578 defense. *Science*, 230: 895-899.

- 579 Conserva, A.S. 2007. *Germinação de sementes, emergência e recrutamento de plântulas de*
580 *dez espécies arbóreas das várzeas da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã e*
581 *Mamirauá, Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da
582 Amazônia/ Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas, 147 pp.
583
- 584 Ferreira, C.S.; Piedade, M.T.F.; Tiné, M.A.S.; Rossatto, D.R.; Parolin, P.; Buckeridge, M.S.
585 2009. The role of carbohydrates in seed germination and seedling establishment of
586 *Himatanthus sucuuba*, an Amazonian tree with populations adapted to flooded and non-
587 flooded conditions *Annals of Botany*, 104: 1111–1119.
588
- 589 Graham, I.A. 2008. Seed Storage Oil Mobilization. *Annual Review of Plant Biology*, 59:115–
590 42.
591
- 592 Heydecker, W. 1973. Glossary of terms, p. 553-557. In: Heydecker, W. (Ed.). *Seed ecology*.
593 Butterworths, Londres.
594
- 595 Junk, W.J. 1983. As águas da região Amazônica, p. 54-55. In: Salati, E.; Junk, J.W.; Schubart,
596 H.O.R.; Oliveira, A.E. (Eds.). *Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia*. Editora
597 Brasiliense, São Paulo, São Paulo.
598
- 599 Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain
600 systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science*, 106: 110–127.
601
- 602 Kitajima, K. 1999. Seed and Seedling Ecology. p 549-580. In: Pugnaire, F.; Valladares, F.;
603 (Eds.). *Functional plant ecology*. Taylor & Francis Group, New York City, New York.
604
- 605 Kozłowski, T.I. 1984. Plant responses to flooding of soil. *BioScience*, 34: 162-166.
606
- 607 Labouriau, L.G. 1983. *A germinação das sementes*. Organização dos Estados Americanos,
608 Washington, USA. 170 pp.
609

- 610 Maguire, J.D. 1962. Speed of germination - aid in selection and evaluation for seedling
611 emergence and vigor. *Crop Science*, 1: 176-177.
- 612
- 613 Melo, F.P.L.; Neto, A.V.A.; Simabukuro, E.A.; Tabarelli, M. 2004. Recrutamento e
614 estabelecimento de plântulas, p. 237-250. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (Orgs.).
615 *Germinação. Do básico ao aplicado*. Artmed, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.
- 616
- 617 Norden, N.; Daws, M.I.; Antoine, C.; Gonzalez, M.A.; Garwood, N.C.; Chave, J. 2008. The
618 relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across
619 five tropical forests. *Functional Ecology*, 23: 203-210.
- 620
- 621 Oliveira Wittmann A, Piedade MTF, Wittmann F, Schöngart J, Parolin P. 2007. Patterns of
622 structure and seedling diversity along a flooding and successional gradient in amazonian
623 floodplain forests . *Pesquisas botânica* 58: 119-138.
- 624
- 625 Parolin, P. 2000. Seed mass in Amazonian floodplain forests with contrasting nutrient
626 supplies. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 417– 428.
- 627
- 628 Parolin, P. 2001a. Seed germination and early establishment in 12 tree species from nutrient
629 rich and nutrient poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, 70: 89–103.
- 630
- 631 Parolin, P. 2001b. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought
632 in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128:326–335.
- 633
- 634 Parolin, P. 2002a. Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of
635 seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environmental and Experimental Botany*,
636 48: 177–186.
- 637
- 638 Parolin, P. 2002b. Seasonal changes of specific leaf mass and leaf size in trees of Amazonian
639 floodplains. *Phyton* 42: 169–186.
- 640 Parolin, P.; Ferreira, L.V.; Junk, W.J. 2003. Germination characteristics and establishment of
641 trees from central Amazonian floodplains. *Tropical Ecology*, 44: 157-169.

- 642 Parolin, P.; Oliveira, A.C.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Junk, W.J. 2002. Pioneer trees in
643 amazonian floodplains: three key species form monospecific stands in different habitats. *Folia*
644 *Geobotanica*, 37: 225-238.
- 645
- 646 Passos, L.P. 1996. *Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal*. Embrapa,
647 Coronel Pacheco, Minas Gerais, Brasil. 223 pp.
- 648
- 649 Ponnampereuma, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy*, 24:
650 29-95.
- 651
- 652 Ponnampereuma, F.N. 1984. Effects of flooding on soils, p. 9-45. In: Kozlowski, T.T. (Ed.).
653 *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, Florida.
- 654
- 655 Schöngart, J.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Ayres, J.M.; Huttermann, A.; Worbes, M. 2004.
656 Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño -Southern
657 Oscillation effect. *Global Change Biology*, 10: 683-692.
- 658
- 659 Westoby, M.; Jurado, E.; Leishmann, M. 1992. Comparative Evolutionary Ecology of seed
660 size. *Trends in Ecology & Evolution*, 7: 368-372.
- 661
- 662 Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and two major groups of forest tree species. *Ecology*, 70;
663 536-538.
- 664
- 665 Wittmann, F.; Anhof, D.; Junk, W.J. 2002. Tree species distribution and community structure
666 of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *Journal of Tropical*
667 *Ecology*, 18: 805-820.
- 668
- 669 Wittmann, F.; Junk, W.J. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests.
670 *Journal of Biogeography*, 30: 1533-1544.
- 671 Wittmann, F.; Schöngart, J.; De Brito, J.M.; Oliveira Wittmann, A.; Piedade, M.T.F.; Parolin,
672 P.; Junk, W.J.; Guillaumet, J.L. 2010b. *Manual de árvores da várzea da Amazônia Central:*
673 *taxonomia, ecologia e uso*. Editora INPA, Manaus, Amazonas, Brasil. 286 pp.

- 674 Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W.J. 2010a. Phytogeography, species diversity, community
675 structure and dynamics of Central Amazonian floodplain forests, p. 61-102. In: Junk, W.J.;
676 Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds). *Amazonian Floodplain*
677 *Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer Dordrecht
678 Heidelberg London, New York City, New York.
- 679
- 680 Wittmann, F.; Schöngart, J.; Montero, J.C.; Motzer, T.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Queiroz,
681 H.L.; Worbes, M. 2006a. Tree species composition and diversity gradients in white-water
682 forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 33:1334-1347.
- 683
- 684 Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P.; Worbes, M.; Piedade, M.T.F.; Junk, W. 2006b.
685 Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding. *Lawa*
686 *Journal*, 27: 255-268.
- 687
- 688 Worbes, M.; Klinge, H.; Revilla, J.D.; Martius, C. 1992. On dynamics, floristic subdivision
689 and geographical distribution of várzea forest in Central Amazonia. *Journal of Vegetation*
690 *Science*, 3: 553 – 564.
- 691
- 692 Yang, M.F.; Liu, Y.J.; Liu, Y.; Chen, H.; Chen, F.; Shen, S.H. 2009. Proteomic Analysis of
693 Oil Mobilization in Seed Germination and Postgermination Development of *Jatropha curcas*.
694 *Journal of Proteome Reserach*, 8: 1441-1451.
- 695
- 696
- 697
- 698
- 699
- 700
- 701
- 702

703 **Tabela 1.** Média seguida do desvio padrão para a biometria das sementes de *Crataeva benthamii* e *Hura*
 704 *crepitans* ($n = 50$ para comprimento, largura e espessura; e $n = 10$ conjuntos de 10 sementes para a massa
 705 fresca). Valores das médias \pm desvios padrões seguidos por letra diferentes, diferem entre si a $P=0,05$ de
 706 significância, ou pelo teste t de *Student* ou pelo teste de Mann-Whitney.

Espécie	Comprimento (cm)	Largura (cm)	Espessura (cm)	Massa fresca (g)
<i>C. benthamii</i>	0,97 \pm 0,06 b	0,9 \pm 0,05 b	0,49 \pm 0,04 b	3,17 \pm 0,13 b
<i>H. crepitans</i>	2,14 \pm 0,16 a	2,010 \pm 0,15 a	0,58 \pm 0,05 a	8,84 \pm 0,26 a

707

708

709 **Tabela 2.** Média seguida do desvio padrão para o teor de reservas orgânicas em sementes de *Crataeva benthamii*
 710 e *Hura crepitans* ($n = 4$). Valores apresentados com base na massa seca (M.S.). Valores das médias \pm desvios
 711 padrões seguidos por letras diferentes, diferem entre si a 0,05 de significância, ou pelo teste t de *Student* ou pelo
 712 teste de Mann-Whitney.

Espécie	Lipídios (mg.g ⁻¹ M.S.)	Açúcares Solúveis (mg.g ⁻¹ M.S.)	Proteína (mg.g ⁻¹ M.S.)
<i>C. benthamii</i>	330,48 \pm 10,1 b	18,21 \pm 4,8 b	146,39 \pm 15,98 b
<i>H. crepitans</i>	554,55 \pm 3,51 a	33,98 \pm 2,77 a	427,49 \pm 21,82 a

713

714

715 **Tabela 3.** Média seguida do desvio padrão para as medidas da germinabilidade (G), do tempo médio de
 716 germinação (\bar{t}_g), do índice de velocidade de germinação (IVG), do coeficiente de uniformidade da germinação
 717 (CUG), da emergência (E), tempo médio de emergência (\bar{t}_e) e do índice de velocidade de emergência (IVE) de
 718 *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* ($n = 4$). Valores das médias \pm desvios padrões seguidos por letras
 719 diferentes, diferem entre si a 0,05 de significância, ou pelo teste t de *Student* ou pelo teste de Mann-Whitney.

Espécie	G (%)	\bar{t}_g (dias)	IVG (sem.dia ⁻¹)	CUG	E (%)	\bar{t}_e (dias)	IVE (plânt.dia ⁻¹)
<i>C. benthamii</i>	95 \pm 2 a	11,78 \pm 0,8 b	2,32 \pm 0,1 a	0,04 \pm 0 a	94 \pm 4,5 a	18,37 \pm 1,1 b	1,33 \pm 0 a
<i>H. crepitans</i>	88 \pm 3,3 b	24,05 \pm 2 a	1 \pm 0,1 b	0,02 \pm 0 b	97 \pm 4,3 a	34,71 \pm 1,9 a	0,65 \pm 0 b

720

721

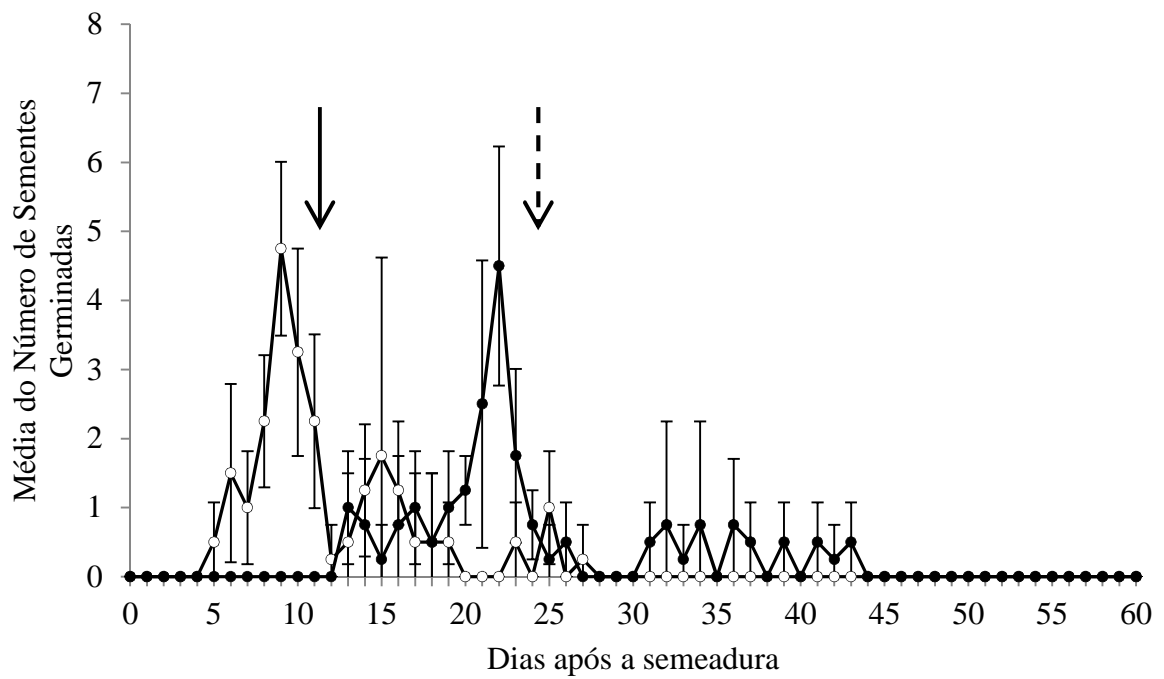
722

723

724

725

726



743 **Figura 1.** Média do número de sementes germinadas de *Crataeva benthamii* (●) e *Hura crepitans* (○). Seta com
 744 a linha inteira indica o tempo médio de germinação de *Crataeva benthamii*. Seta com linha tracejada indica o
 745 tempo médio de germinação de *Hura crepitans* (n = 4).

Silva, N.F. & Piedade, M.T.F. Ocorrência preferencial de espécies arbóreas na várzea amazônica: o papel da inundação, das interações bióticas e do tipo florestal. Manuscrito formatado para Acta Botanica Brasilica.

1 Ocorrência preferencial de espécies arbóreas na várzea amazônica: o papel da inundação, das
2 interações bióticas e do tipo florestal

3
4 Naara Ferreira da Silva¹ e Maria Teresa Fernandez Piedade²

5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27 ¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.
28 Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69011970 Manaus, Amazonas, Brasil, Fone: (92)
29 3643-3265.

30 ²Projeto INPA/ Max-Planck. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo,
31 2936, Petrópolis, CEP 69011970 Manaus, Amazonas, Brasil, Fone: (92) 3643-3266.

32 Autor para contato: naara_fs@hotmail.com

RESUMO

34

35 (Ocorrência preferencial de espécies arbóreas na várzea amazônica: o papel da inundação, das
36 interações bióticas e do tipo florestal).

37

38 Nas florestas de várzea baixa (VB) ou alta (VA), as árvores se distribuem conforme a
39 tolerância à inundação e à capacidade competitiva. Postula-se que espécies tolerantes à
40 inundação perderam a capacidade competitiva em ambientes não inundados (*hipótese do*
41 *ponto-de-não-retorno*, HPNR) e que a facilitação é mais comum sob alto estresse abiótico
42 (*hipótese do gradiente-de-estresse*, HGE). Investigou-se os efeitos da inundação, da interação
43 interespecífica e do tipo florestal sobre a distribuição de *Crataeva benthamii* e *Hura*
44 *crepitans*. Em casa de vegetação avaliou-se o efeito da inundação e da interação
45 interespecífica (dois tratamentos de inundação [não inundado, com rega diária; inundado,
46 meristema apical submerso por 60 dias] x dois tratamentos de interação interespecífica [sem
47 interação interespecífica; em interação interespecífica] x 20 réplicas), no crescimento e na
48 alocação de biomassa; no campo, avaliou-se o efeito do tipo florestal e da interação
49 interespecífica (dois tratamentos de tipo florestal [várzea baixa; várzea alta] x dois
50 tratamentos de interação interespecífica [sem interação interespecífica; em interação
51 interespecífica] x 20 réplicas), no crescimento. *Crataeva benthamii* mostrou maior
52 crescimento e biomassa quando inundada, ao contrário de *Hura crepitans*. Sob inundação,
53 *Crataeva benthamii* favoreceu a incorporação em biomassa de *Hura crepitans*. No entanto em
54 campo não houve efeito da interação interespecífica e do tipo florestal para *Crataeva*
55 *benthamii*, no entanto houve mortalidade por herbivoria principalmente na VA; *Hura*
56 *crepitans*, também não mostrou efeito da interação interespecífica, porém, cresceu mais na
57 VB. Índícios suportam a HPNR, mas a herbivoria pode ser relevante. Diante da inundação
58 *Crataeva benthamii* facilitou a incorporação em biomassa de *Hura crepitans*, corroborando a
59 HGE.

60

61 Palavras-chave: *Crataeva benthamii*, *Hura crepitans*, várzea alta, várzea baixa, competição,
62 facilitação.

63

ABSTRACT

64

65
66 (Occurrence preferred of trees species in the Amazon várzea forest: the role of flooding, biotic
67 interactions and forest type)

68

69 In low (LV) or high (HV) várzea forests, the trees are distributed according of flooding
70 tolerance and competitive ability. It is postulated that flood-tolerant species have lost the
71 ability to compete in non-flooded (*point of no-return-hypothesis*, PNRH) and that facilitation
72 is more common under high abiotic stress (*streess-gradient hypothesis*, SGH). We
73 investigated the effects of flooding, interspecific interaction and forest type on the distribution
74 of *Crataeva benthamii* and *Hura crepitans*. In the greenhouse we evaluated the effect of
75 flooding and interspecific interaction (two treatments flood [not inundated with daily
76 watering; flooded apical meristem submerged for 60 days] x two treatments of interspecific
77 interaction [no interspecific interaction, interaction in interspecific] x 20 replicates), on the
78 growth and biomass allocation; in the field, we evaluated the effect of forest type and
79 interspecific interaction (two treatments of forest type [low várzea, high várzea] x two
80 treatments of interspecific interaction [no interspecific interaction; in interspecific interaction])

81 x 20 replicates), on the growth. *Crataeva benthamii* showed greater growth and biomass when
82 flooded, unlike *Hura crepitans*. Under flooding, *Crataeva benthamii* favored the *Hura*
83 *crepitans* incorporation into biomass. However, in the field there was no effect of interspecific
84 interactions and forest type for *Crataeva benthamii*, however there was mortality from
85 herbivory mainly in high várzea; *Hura crepitans*, also showed no effect of interspecific
86 interaction, however, grew more in low várzea. Evidence supporting the PNRH but herbivory
87 may be relevant. Under flood *Crataeva benthamii* facilitated the incorporation into biomass of
88 *Hura crepitans*, corroborating the SGH.

89

90 Keywords: *Crataeva benthamii*, *Hura crepitans*, high várzea, low várzea, competition,
91 facilitation.

92

93

94 **Introdução**

95

96 A partir de diferenças encontradas na estrutura da floresta e na composição de espécies
97 é possível diferenciar duas fitofisionomias dentro das florestas de várzea: as florestas de
98 várzea baixa, caracterizada pela influência de uma inundação média, com altura entre 3 e 7,5
99 m, correspondendo a um período médio de inundação de 50 a 230 dias por ano; e as florestas
100 de várzea alta, influenciadas por uma inundação média com altura menor que 3 m,
101 correspondendo a um período de inundação menor que 50 dias por ano (Wittmann *et al.*
102 2002). Cada uma dessas fitofisionomias é dominada por espécies arbóreas distintas. Uma vez
103 que existem limites tão conhecidos de distribuição de muitas espécies arbóreas entre os tipos
104 florestais da várzea, quais são os mecanismos que podem estar contribuindo para isso?

105 Sem dúvida, a inundação é o fator mais limitante para o estabelecimento nas florestas
106 alagáveis (Junk *et al.* 1989; Wittmann & Junk 2003; Piedade *et al.* 2010). A inundação leva a
107 alterações na estrutura do solo como a desagregação pela separação de partículas, desgaste da
108 argila e destruição de agentes cimentantes (Ponnamperuma 1972; 1984); e a mudanças
109 químicas no solo, como o esgotamento do O₂, acúmulo de CO₂, indução da decomposição
110 anaeróbica de matéria orgânica, redução do ferro e manganês, e formação de compostos
111 tóxicos (Kozlowski 1984).

112 Plantas tolerantes ao processo de inundação sobrevivem em áreas alagáveis devido às
113 complexas adaptações morfológicas, como o desenvolvimento de espaços de ar nas raízes e
114 caules que permitem difusão de oxigênio das partes aéreas para as raízes (Jackson &
115 Armstrong 1999), hipertrofia das lenticelas, formação de raízes adventícias, desenvolvimento
116 de tecido aerênquima (Kozlowski 1984; Parolin *et al.* 2004; Piedade *et al.* 2010) e presença de
117 tecidos esponjosos ou grandes espaços cheios de ar nas sementes, para aumentar a flutuação
118 (Kubitzki & Ziburski 1994). São comuns também adaptações fenológicas que regulam a perda
119 de água e trocas gasosas, como a perda e redução da produção de folhas durante a fase
120 aquática (Parolin *et al.* 2004), e ajustes fisiológicos como a sincronização do pico da
121 inundação e a maturação dos frutos, além da dominância da hidrocoria e ictiocoria como
122 principais síndromes de dispersão dos propágulos das árvores em florestas alagáveis (Junk
123 1980; Piedade *et al.* 2006).

124 No entanto, a posição que os indivíduos de uma espécie ocupam ao longo do gradiente
125 de inundação está relacionada não só à tolerância à inundação, mas também à capacidade

126 competitiva das espécies (Junk *et al.* 1989; Lenssen *et al.* 2004). As espécies que se
127 estabelecem nas porções mais baixas toleram mais a inundaç o, enquanto que esp cies das
128 porções mais altas s o mais competitivas (Blom *et al.* 1994; Blom & Voesenek 1996).

129 Na tentativa de entender os mecanismos envolvidos na distribuiç o diferencial de
130 esp cies de várzea Wittmann *et al.* (2010a) propuseram o conceito de colonizaç o das
131 esp cies arb reas para as florestas alag veis da Amaz nia. As esp cies da terra firme que
132 habitavam as margens dos igarap s ou locais com solos encharcados migraram para as
133 florestas de várzea adjacentes onde a riqueza em nutrientes era maior e a competiç o menor.
134 Ao longo desse processo de migraç o para as  reas alag veis, as esp cies passaram
135 gradualmente a desenvolver adaptaç es  s inundaç es peri dicas. Algumas dessas esp cies
136 desenvolveram adaptaç es que permitiram que colonizassem as partes mais baixas das  reas
137 alag veis (Kubitzki 1989). Nessas  reas onde a altura e a duraç o da inundaç o s o maiores,
138 apenas poucas esp cies foram favorecidas (Wittmann & Junk 2003). Wittmann *et al.* (2010a)
139 postulam a exist ncia de um *ponto-de-n o-retorno* no qual as esp cies arb reas que ao longo
140 do processo de seleç o passaram a investir tanto em adaptaç es para tolerar a inundaç es
141 extremas, perderam sua capacidade competitiva em ambientes n o inundados e por isso n o
142 conseguem mais de estabelecer nas partes mais altas da plan cie inund vel. Isso explicaria o
143 maior n mero de esp cies end micas nas florestas de várzea baixa do que nas florestas de
144 várzea alta. Das 186 esp cies mais comuns nas florestas de várzea da Amaz nia Central, 74
145 delas podem ser classificadas como esp cies end micas. Dessas, 50 est o restritas a várzea
146 baixa, 11 est o presentes tanto na várzea baixa quanto na várzea alta, e apenas 13 s o
147 exclusivas das florestas de várzea alta (Wittmann *et al.* 2010a).

148 A partir deste estudo Wittmann *et al.* (2010a) incorporam no entendimento do
149 processo de ocupaç o dos fitofisnomias das florestas de várzea as intera es planta-planta,
150 mais especificamente da intera es negativas (competiç o). As plantas interagem entre si
151 negativamente respondendo   disponibilidade de recursos como luz, nutrientes, espaço,
152 polinizadores e  gua, ou mesmo pela produç o e liberaç o no ambiente de subst ncias t xicas
153 (MacArthur 1972; Pianka 1994; Brooker *et al.* 2008). Mas, podem tamb m manter rela es
154 que visem proteger uma   outra, ao reduzir o estresse causado pela temperatura, por  gua ou
155 por nutrientes, por meio do sombreamento ou da simbiose nutricional, ou mesmo pela
156 remoç o de competidores ou predadores (Bruno *et al.* 2003; Brooker *et al.* 2008). Portanto, as
157 plantas podem interagir entre si tanto negativamente (competiç o) quanto positivamente

158 (facilitação) (Pianka 1994; Bertness & Callaway 1994; Callaway 1997; Brooker *et al.* 2008), e
159 embora as pesquisas ecológicas tradicionalmente tenham focado nas interações negativas, tem
160 havido um aumento no interesse e no reconhecimento da importância de interações
161 facilitadoras entre plantas nas últimas duas décadas (Malkinson & Tielbörger 2010).

162 Principalmente após o trabalho de Bertness & Callaway (1994) a facilitação tem sido
163 inserida em modelos conceituais, integrando a intensidade relativa e importância dessa
164 interação entre plantas ao longo de gradientes de estresse abióticos (ver Pugnaire & Luque
165 2001; Callaway *et al.* 2002; Liancourt *et al.* 2005; Jung *et al.* 2009; Luo *et al.* 2010; Soliveres
166 *et al.* 2011). Os autores postulam a *hipótese do gradiente-de-estresse* (Bertness & Callaway
167 1994), que prevê que a frequência e a importância de interações facilitadoras e competitivas
168 iram variar inversamente em diferentes gradientes de estresse abiótico. Sendo a facilitação
169 mais comum em condições de estresse abiótico alto do que em condições abióticas mais
170 benignas. Isso porque se condições físicas severas restringem a aquisição de recursos, a
171 atenuação dos efeitos do conjunto dos fatores limitantes por uma planta vizinha mais
172 resistente pode favorecer o crescimento de forma mais significativa do que a competição com
173 um vizinho é capaz de reduzi-lo (Callaway 1997). Em uma condição abiótica que permita
174 uma rápida aquisição de recursos, a competição é mais frequente e importante que em
175 condições abióticas estressantes (Bertness 1991). Assim, as interações positivas e negativas
176 estão diretamente ligadas à habilidade de uma espécie em tolerar certas condições abióticas
177 (Bertness 1992; Hacker & Bertness 1999).

178 Nas florestas de várzea as inundações associadas ao dinamismo hidro-
179 geomorfológicos dos rios amazônicos atua como um regime natural de perturbação no
180 estabelecimento e na distribuição de espécies de árvores, proporcionando assim condições
181 ambientais extremas (Junk *et al.* 2010). Entretanto, para as áreas alagáveis amazônicas há uma
182 grande lacuna envolvendo esse tipo de estudo. Dessa forma, este estudo ampliou o
183 entendimento dos fatores que determinam a distribuição das espécies nas florestas de várzea
184 da Amazônia Central.

185 Foram escolhidas no âmbito do presente estudo duas espécies arbóreas frequentes das
186 florestas de várzea da Amazônia Central, *Crataeva benthamii* Eichler (Capparideae)
187 encontrada principalmente nas porções mais baixas da topografia, em altura média de
188 inundação de 5,1 m, e *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae), que ocorre principalmente nas
189 porções mais altas da topografia, em altura média de inundação de 2 m (Wittmann *et al.*

190 2006b). Inicialmente foi realizado um levantamento em campo, para mostrar que ambas as
191 espécies podem ser encontradas tanto na várzea baixa quanto na várzea alta quando plântulas,
192 e que, portanto, podem sim estar interagindo, justificando a realização deste estudo. Em
193 seguida dois experimentos foram conduzidos, um em casa de vegetação e o outro em campo.
194 Em casa de vegetação o experimento visou avaliar o efeito da interação entre as duas espécies
195 em combinação com a inundação sobre o crescimento e a alocação de biomassa das espécies,
196 bem como o balanço entre as interações das espécies quando em condições de inundação. Em
197 campo foi avaliado o efeito da interação em combinação com o tipo de habitat no crescimento
198 das espécies.

199 As questões a serem respondidas por este estudo foram: o estresse imposto pela
200 inundação limita o crescimento e a incorporação em biomassa da espécie da várzea alta? A
201 competição limita o crescimento e a incorporação em biomassa da espécie da várzea baixa?
202 Diante da inundação, a espécie da várzea baixa, mais tolerante à inundação, favorece a
203 incorporação em biomassa da espécie da várzea alta? As espécies respondem de forma similar
204 entre os experimentos em casa de vegetação e em campo quanto ao efeito da interação
205 interespecífica, ou existem outros fatores atuando?

206

207 **Material e Métodos**

208

209 Critério de seleção das espécies

210

211 As espécies foram selecionadas por terem ocorrência preferencial em um dos dois
212 tipos florestas da várzea, pela alta frequência de ocorrência e pela importância ecológica.

213

214 Biologia das espécies selecionadas

215

216 *Crataeva benthamii* Eichler (Capparideae) é encontrada principalmente nas porções
217 mais baixas da topografia nas florestas de várzea da Amazônia, em altura média de inundação
218 de 5,1 m. De hábito arbóreo, alcança em média 23 m de altura e 48,3 cm de DAP (Wittmann
219 *et al.* 2006b). Considerada uma espécie do estágio secundário e do estágio tardio de sucessão
220 da várzea baixa (Wittmann & Junk 2003). Os seus frutos são bagas redondas verdes a

221 marrons, com epicarpo lenticelado. A floração e a frutificação ocorrem durante a cheia
222 (Wittmann *et al.* 2010a). Germinação do tipo epígea (Parolin *et al.* 2003).

223 *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) ocorre principalmente nas porções mais altas da
224 topografia nas florestas alagáveis, em altura média de inundação de 2 m. Apresenta hábito
225 arbóreo, alcança em média 35 m de altura e 52,3 m de DAP (Wittmann *et al.* 2006b). É uma
226 espécie clímax das florestas de várzea alta (Conserva 2007). Esta entre as 30 espécies mais
227 importantes e mais frequentes nas florestas de várzea alta da bacia Amazônica (Wittmann *et*
228 *al.* 2006a). Fruto esquizocárpico desfeito em coca na maturação, medindo de 3 a 5 cm de
229 diâmetro e possuindo de 10-20 cocas, cada uma com uma semente. Germinação do tipo
230 epígea (Conserva 2007).

231

232 Levantamento demográfico

233

234 O levantamento demográfico foi conduzido em uma floresta periodicamente inundada
235 localizada entre os rios Negro e Solimões, na região do lago do Januari (S03°13'05,7" W060°
236 01'12,9") a 10 km a sudoeste de Manaus, Amazonas, Brasil, em março de 2011. Nesta floresta
237 foram estabelecidas seis áreas de 1,5 ha (75 x 200 m) cada, distantes no mínimo 500 m entre
238 si, três em várzea alta e três em várzea baixa. As áreas em cada um dos dois tipos florestais
239 (VB e VA) foram escolhidas com base na altura da inundação medida por meio da marca de
240 água nos troncos das árvores. Cada área foi dividida em 24 parcelas de 25 x 25 m (três colunas
241 e oito linhas). Para cada linha (a cada 25 m perpendicular à margem do rio) foi sorteada uma
242 parcela. No total foram sorteadas 48 parcelas de 25 x 25 m (625 m²), sendo 24 em florestas de
243 várzea alta e 24 em florestas de várzea baixa, contabilizando uma área amostral de três ha
244 (Apêndice A). Após a identificação, cada plântula (≤ 1 cm de diâmetro do colo caulinar -
245 DCC), indivíduo jovem (> 1 cm de DCC e ≤ 10 cm de diâmetro a 1,30 m) e adulto (> 10 cm
246 de diâmetro a 1,30 m) de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* recebeu uma etiqueta
247 numerada, para evitar que o mesmo indivíduo fosse contado duas vezes. Os indivíduos jovens
248 e adultos tiveram o diâmetro a medido a 30 cm e 1,30 m, respectivamente, com uma fita
249 diamétrica, e as plântulas tiveram o diâmetro do colo caulinar (DCC) medido com um
250 paquímetro. A profundidade da inundação à qual as plântulas, os indivíduos jovens e adultos
251 estavam sujeitos foi medida por meio da marca da água nos troncos das árvores
252 circunvizinhas.

253 Para estabelecer o perfil das populações de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*
 254 foram calculados a densidade absoluta (DA), a densidade relativa (DR), a frequência absoluta
 255 (FA), a frequência relativa (FR), a dominância absoluta (DoA), a dominância relativa (DoR) e
 256 o valor de importância (VI) definidos por Curtis & McIntosh (1950), segundo as fórmulas a
 257 seguir:

$$DA = n_i/\text{área}$$

258

$$DR = (n_i/N).100$$

259

$$FA = (P_i/P).100$$

260

$$FR = (FA_i/\sum FA).100$$

261

$$DoA = g_i/\text{área, sendo } g_i = (\pi/4).d^2$$

262

$$DoR = (g_i/G).100$$

263

$$VI = DR + FR + DoR$$

264

265 Em que n_i é o número de indivíduos da espécie i , N é o número total de indivíduos, P_i
 266 é o número de parcelas com ocorrência da espécie i , P é o número total de parcelas, FA_i a
 267 frequência absoluta da espécie i , e $\sum FA$ é o somatório das frequências absolutas de todas as
 268 espécies, g_i é a área basal da espécie i , d é o diâmetro a 30 cm acima do nível do solo de cada
 269 indivíduo e G é o somatório das áreas basais de todas as espécies amostradas.

270

271 Produção das mudas em casa de vegetação

272

273 Frutos maduros de *Crataeva benthamii* e de *Hura crepitans* foram coletados entre
 274 abril e maio de 2011 no Lago do Camaleão (S03°14'42,64" W59°57'14,09") localizado na Ilha
 275 da Marchantaria, no rio Solimões, aproximadamente 20 km de Manaus e no Lago do Januari
 276 (S03°13'05,7" W060° 01'12,9"), respectivamente. Os frutos foram coletados de no mínimo 10
 277 plantas-mãe por espécie. Em casa de vegetação os frutos foram despoldados e as sementes

278 homogeneizadas. As sementes foram colocadas para germinar em bandejas germinadoras
279 plásticas, tendo como substrato o solo da várzea. Ao final de 30 dias as plântulas foram
280 transplantadas para sacos plásticos individuais (10 cm de abertura x 20 cm de altura), também
281 em solo da várzea. As plântulas de *Crataeva benthamii*, com aproximadamente três meses de
282 idade e de *Hura crepitans*, com aproximadamente dois meses de idade foram transplantadas
283 para vasos plásticos (18 cm de diâmetro na base x 21 cm de diâmetro na abertura x 20 cm de
284 altura) para o início dos experimentos.

285

286 Delineamento do experimento em casa de vegetação

287

288 O experimento foi conduzido na casa de vegetação do Projeto INPA/Max-Planck,
289 localizada no Campus I do INPA, em Manaus, Amazonas, Brasil. Foram avaliados os efeitos
290 da inundação (Fator 1) e da interação (Fator 2) no crescimento inicial e na incorporação em
291 biomassa de plântulas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans*. As espécies foram analisadas
292 separadamente, e para cada espécie o experimento incluiu um total de 80 vasos (dois
293 tratamentos de inundação [não inundado, com rega diária; inundado, meristema apical
294 submerso por 60 dias] x dois tratamentos de interação interespecífica [sem interação
295 interespecífica; em interação interespecífica, um indivíduo de cada espécie no mesmo vaso,
296 que estavam dispostos no centro do vaso, distantes igualmente entre si e entre a borda do
297 vaso] x 20 réplicas) (Apêndice B). Em cada tratamento tinha apenas um indivíduo de cada
298 espécie por vaso; ou sozinho (sem interação interespecífica) ou com um indivíduo da outra
299 espécie (dois indivíduos, um de cada espécie; em interação interespecífica), selecionados
300 aleatoriamente. Todas as plântulas em todos os tratamentos estavam sujeitos a 70% de
301 radiação solar. Para cada espécie o controle foi aquele em que houve a combinação dos
302 tratamentos sem interação e não inundado. Antes do início do experimento 20 indivíduos de
303 cada espécie foram selecionados aleatoriamente para a biomassa inicial. Para simular as
304 condições de submersão foram utilizados tanques de polietileno, com capacidade para 200 l.
305 A troca da água foi feita a cada quinze dias. A água utilizada tanto para a irrigação das
306 plântulas do tratamento não inundado quanto para a submersão das plântulas do tratamento
307 inundado foi proveniente do poço artesiano do INPA.

308

309

310 Delineamento do experimento em campo

311

312 No período de vazante (agosto) de 2011, 80 plântulas de *Crataeva benthamii* e mais
313 80 plântulas de *Hura crepitans* produzidas em casa de vegetação foram transplantadas no
314 campo. Foram instaladas 120 parcelas de aproximadamente 30 cm², sendo 60 na várzea baixa
315 e 60 na várzea alta (Apêndice D). Para evitar a competição radicular foram cavadas
316 trincheiras no solo (5 cm de largura x 30 cm de profundidade). Quinzenalmente as trincheiras
317 eram escavadas com auxílio de uma pá, para romper as raízes que penetrassem na parcela.
318 Foram avaliados os efeitos do tipo florestal (Fator 1) e da interação interespecífica (Fator 2)
319 no crescimento inicial de plântulas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em campo. As
320 espécies foram analisadas separadamente, e para cada espécie o experimento incluiu um total
321 de 80 parcelas (dois tratamentos de tipo florestal [várzea baixa; várzea alta] x dois tratamentos
322 de interação interespecífica [sem interação interespecífica; em interação interespecífica, um
323 indivíduo de cada espécie na mesma parcela, que estavam dispostos no centro da parcela,
324 distantes igualmente entre si e entre a borda da parcela] x 20 réplicas). Em cada tratamento
325 tinha apenas um indivíduo de cada espécie por parcela; ou sozinho (sem interação
326 interespecífica) ou com um indivíduo da outra espécie (dois indivíduos, um de cada espécie;
327 em interação interespecífica), selecionados aleatoriamente. Assumiu-se com base em dados
328 pontuais não publicados tomados na área, que a incidência luminosa no sítio de estudo segue
329 o padrão citado por Wittmann e Junk (2003) para uma floresta de várzea da Reserva
330 Mamirauá, onde a radiação solar média que alcança o chão da floresta varia de 70-100% na
331 várzea baixa e de 1-3% na várzea alta. Para cada espécie o controle foi aquele em que houve a
332 combinação do tratamento sem interação interespecífica com o tipo florestal de preferência da
333 espécie.

334

335 Monitoramento e desempenho das plântulas

336

337 Os experimentos em casa de vegetação e em campo foram acompanhados
338 quinzenalmente durante 120 e 105 dias, respectivamente. Diferenças na duração dos
339 experimentos entre a casa de vegetação e o campo foram decorrentes do fato de que na última
340 semana de acompanhamento dos dados em campo as plântulas da várzea baixa já estavam
341 inundadas, impossibilitando a tomada dos dados. Tanto em casa de vegetação quanto em

342 campo, o acompanhamento do crescimento foi feito por meio de medida e contagem,
343 respectivamente, da altura, com uma trena, do diâmetro do colo caulinar (DCC), com
344 paquímetro digital (Kingtools 0,01mm), e do número de folhas. A altura foi medida a partir
345 do colo caulinar até a gema apical. Em campo, foi medida ainda a área foliar. Para estimar a
346 área foliar de cada indivíduo em campo foi medido inicialmente o comprimento e a área foliar
347 de 30 folhas, cada uma de um indivíduo diferente por espécie. Em seguida foi feita uma
348 regressão entre a área foliar e o comprimento do limbo foliar que mostrou uma relação
349 significativa entre as duas variáveis tanto para *Crataeva benthamii* ($R^2 = 0,7227$; $P = 0,000$; n
350 $= 30$) quanto para *Hura crepitans* ($R^2 = 0,847$; $P = 0,000$; $n = 30$) (Fig. 1). A partir deste
351 resultado, estimamos a área foliar das folhas sem sinais de herbivoria a partir da medida do
352 comprimento do limbo foliar. Para as folhas com sinais de herbivoria medimos diretamente a
353 área foliar por meio de um medidor de área foliar portátil (ADC BioScientific Ltd., modelo
354 AM300). A área foliar de cada indivíduo foi calculada como sendo a soma da área foliar de
355 todas as folhas, tanto aquelas medidas a partir do comprimento do limbo foliar quanto aquelas
356 em que foi utilizado o medidor de área foliar portátil.

357 Ao término do experimento em casa de vegetação foram feitas determinações da
358 biomassa das frações folha, caule e raiz. Para isso, as plântulas foram retiradas
359 cuidadosamente do substrato, lavadas e separadas nas categorias folha, caule e raiz. As folhas
360 frescas foram escaneadas com scanner (HP Scanjet G2710) e as imagens geradas foram salvas
361 em arquivo TIFF resolução 200 dpi e posteriormente tiveram a área foliar determinado por
362 meio do Software ImageJ. Todo o material foi seco em estufa de circulação forçada (Heraeus
363 e Memmert) a 95 °C até atingir massa constante, e, na sequência pesado em balança analítica
364 (Belmarq 210 A). A partir da biomassa das frações folha, caule e raiz foi calculada a biomassa
365 total pela soma das massas das três categorias. Com os dados de área foliar e da biomassa das
366 folhas, do caule e da raiz foram calculados a área foliar específica (AFE), definida pela
367 divisão entre a área foliar e a massa seca da folha ($m^2.Kg^{-1}$) e a razão raiz e parte aérea (RPA),
368 definida pela divisão entre a massa seca da raiz e o somatório da massa seca da folha e do
369 caule.

370 Para medir a intensidade da interação, isto é, a magnitude do efeito que uma espécie
371 exerce sobre outra independente de outros fatores como fatores ambientais (Brooker *et al.*
372 2005) foi calculado, a partir da biomassa total, o Índice de Interação Relativa (RII; Armas *et*
373 *al.* 2004) por meio da fórmula $RII = B_{P+V} - B_{P-V} / B_{P+V} + B_{P-V}$, em que em que B_{P+V} é o valor

374 da biomassa total da planta alvo na presença do vizinho e B_{P-V} é o valor da biomassa total da
375 planta alvo na ausência do vizinho. Para acessar a importância das interações planta-planta,
376 isto é, o impacto de uma espécie sobre outra expressada em função de uma proporção do
377 impacto de todo o ambiente sobre a espécie (Brooker *et al.* 2005), foi calculado, a partir da
378 biomassa total, o Índice de Importância (I_{imp} ; Seifan *et al.* 2010) por meio da fórmula $I_{imp} =$
379 $N_{imp} / |N_{imp}| + |E_{imp}|$, em que N_{imp} é a contribuição do vizinho sobre a biomassa total da planta-
380 alvo definida pela fórmula $N_{imp} = B_{P+V} - B_{P-V}$ e E_{imp} é a contribuição do ambiente sobre a
381 biomassa total da planta-alvo, definida pela fórmula $E_{imp} = B_{P-V} - MB_{P\pm N}$, em que $MB_{P\pm N}$ é o
382 valor máximo da biomassa total da planta-alvo, independente de vizinhos. Tanto RII quanto o
383 I_{imp} tem valores que variam de -1 a 1, e são simétricos em torno de zero, sendo negativos para
384 competição, positivos para facilitação e zero quando o balanço das interações é neutro ou
385 quando não tem importância para o desempenho da planta (Armas *et al.* 2004; Soliveres *et al.*
386 2011; Armas *et al.* 2011).

387

388 Análise Estatística

389

390 Para acessar os efeitos dos fatores fixos inundação (com dois níveis: não inundado e
391 inundado) e interação interespecífica (com dois níveis: sem interação interespecífica e em
392 interação interespecífica) e do fator aleatório tempo (com nove níveis: 16 semanas medidas a
393 cada 15 dias) sobre as variáveis dependentes (altura, diâmetro do colo caulinar e número de
394 folhas) foi usada ANOVA de medidas repetidas.

395 Os efeitos dos fatores fixos inundação (com dois níveis: não inundado e inundado) e
396 interação interespecífica (com dois níveis: sem interação interespecífica e em interação
397 interespecífica) sobre as variáveis dependentes (biomassa da folha, biomassa do caule,
398 biomassa da raiz, razão raiz parte aérea e área foliar específica) foram analisadas por meio da
399 ANOVA de dois fatores.

400 Para acessar o efeito do fator fixo inundação (com dois níveis: não inundado e
401 inundado) sobre os índices de competição (IRR e I_{imp}) foi feita ANOVA de um fator.

402 Para saber se há relação entre os números de indivíduos mortos de *Crataeva bentharii*
403 e as combinações de tratamentos foi feita Tabela de Contingência com teste de Qui-Quadrado
404 de Pearson.

405 Para acessar os efeitos dos fatores fixos inundação (com dois níveis: não inundado e
406 inundado) e tipo florestal (com dois níveis: várzea baixa e várzea alta) e do fator aleatório
407 tempo (com oito níveis: 14 semanas medidas a cada 15 dias) sobre as variáveis dependentes
408 (altura, diâmetro do colo caulinar, número de folhas e área foliar) foi usada ANOVA de
409 medidas repetidas.

410 Comparações *a posteriori* foram feitas usando teste de Tukey $P < 0,05$. Análises *a*
411 *priori* das variáveis dependentes, foram acessadas para normalidade e homogeneidade das
412 variâncias dos resíduos, quando necessário as variáveis foram transformadas. Para as
413 variáveis que mesmo após a transformação apresentaram distribuição não normal dos resíduos
414 foi usado o teste de Kruskal-Wallis. Para variáveis de crescimento foi usado o teste de
415 Kruskal-Wallis apenas para o conjunto de dados referente à última medida. As análises foram
416 conduzidas no software SYSTAT versão 11.1.

417

418 **Resultados**

419

420 Levantamento demográfico

421

422 A altura média da inundação na várzea baixa foi de $4,79 \pm 0,98$ m ($n = 229$) enquanto
423 que na várzea alta foi de $2,66 \pm 0,26$ m ($n = 44$). Foram encontrados 216 plântulas (≤ 1 cm de
424 DCC), cinco indivíduos jovens (> 1 cm de DCC e ≤ 10 cm de diâmetro a 1,30 m) e dois
425 indivíduos adultos (>10 cm de diâmetro a 1,30 m) de *Crataeva bentharii* na várzea baixa
426 (Fig. 2 A). Já na várzea alta foram encontrados seis plântulas, um indivíduo jovem e nenhum
427 indivíduo adulto (Fig. 2 B). De *Hura crepitans* foram encontrados três plântulas e nenhum
428 indivíduo jovem e adulto (Fig. 3 A) na várzea baixa e 13 plântulas, três indivíduos jovens e 21
429 indivíduos adultos na várzea alta (Fig. 3 B).

430 Para *Crataeva bentharii* os maiores valores para a DA, DR, FA, FR tanto para as
431 plântulas quanto para os indivíduos jovens e adultos foram encontrados na várzea baixa
432 enquanto que para *Hura crepitans* os maiores valores foram na várzea alta. Além disso, para
433 os indivíduos adultos de *Crataeva bentharii* a maior DoA, DoR e VI foram encontrados na
434 várzea baixa enquanto que para *Hura crepitans* foram na várzea alta (Tab. 1).

435

436 Experimento em casa de vegetação

437

438 *Crescimento*

439

440 Todas as plântulas sobreviveram até o final do experimento. O resultado da ANOVA
441 de medidas repetidas mostrou quatro efeitos de interação significativos sobre o crescimento
442 (Tab. 2). O crescimento em altura e em DCC de *Crataeva bentharii* e *Hura crepitans* foram
443 afetados pela interação entre o tempo e a inundação. A interação entre o tempo e a interação
444 interespecífica também afetou o crescimento em altura e em DCC de *Crataeva bentharii* e
445 *Hura crepitans*. A altura e o DCC de *Crataeva bentharii* e *Hura crepitans* também foram
446 afetados pela interação entre o tempo, a inundação e a interação interespecífica. A interação
447 entre a inundação e a interação interespecífica também afetou o crescimento em altura e em
448 DCC de *Hura crepitans*. Os resultados do teste de Kruskal-Wallis mostraram que o número
449 de folhas entre os tratamentos diferiram tanto para *Crataeva bentharii* quanto para *Hura*
450 *crepitans* (Tab. 2).

451 Plântulas de *Crataeva bentharii* tiveram maior altura no tratamento inundado (Tukey,
452 $P = 0,000$), em interação interespecífica (Tukey, $P = 0,000$). Não havendo diferença no
453 tratamento inundado entre as plântulas com e sem interação interespecífica (Tukey, $P =$
454 $0,236$) (Fig. 4 A). Não houve diferença no DCC entre as plântulas dos tratamentos sem
455 interação interespecífica e em interação interespecífica (Tukey, $P = 0,712$) e entre plântulas
456 inundadas dos tratamentos sem interação interespecífica e em interação interespecífica
457 (Tukey, $P = 0,318$) (Fig. 4 B). O número de folhas foi maior no tratamento inundado (Tukey,
458 $P = 0,000$), sem interação interespecífica (Tukey, $P = 0,016$). Não havendo diferença no
459 tratamento inundado entre as plântulas sem interação interespecífica e em interação
460 interespecífica (Tukey, $P = 0,054$) (Fig. 4 C).

461 O crescimento em altura de *Hura crepitans* tende a ser maior em indivíduos não
462 inundados quando o termo de interação está ausente. Da mesma forma, em indivíduos
463 inundados a altura tende a ser maior quando a interação interespecífica está presente (Fig. 5
464 A). O DCC tende a ser maior em indivíduos não inundados quando o termo de interação está
465 ausente. Da mesma forma, em indivíduos inundados o DCC tende a ser maior quando a
466 interação interespecífica está presente (Fig. 5 B). Por outro lado o número de folhas foi maior
467 nos indivíduos não inundados (Tukey, $P = 0,000$), sem interação (Tukey, $P = 0,023$) e na

468 combinação dos tratamentos inundado com em interação interespecífica (Tukey, $P = 0,006$)
469 (Fig. 5 C).

470

471 *Biomassa*

472

473 Os resultados da ANOVA de dois fatores mostraram efeito significativo da interação
474 sobre a biomassa. A biomassa de raiz e a RPA de *Crataeva benthamii* é afetada pela interação
475 entre a inundação e a interação interespecífica. A biomassa do caule, da raiz e a biomassa
476 total de *Hura crepitans* também são afetadas pela interação entre a inundação e a interação
477 interespecífica. O resultado para o teste de Kruskal-Wallis mostrou diferenças para a AFE de
478 *Crataeva benthamii* e para a biomassa da folha, a AFE e a RPA de *Hura crepitans* entre os
479 tratamentos (Tab. 3).

480 Plântulas de *Crataeva benthamii* apresentaram maior biomassa da folha no tratamento
481 inundado (Tukey, $P = 0,000$), sem interação interespecífica (Tukey, $P = 0,016$), não havendo
482 diferença entre os tratamentos de interação para as plântulas do tratamento inundado (Tukey,
483 $P = 0,065$) (Fig. 6 A). A maior biomassa do caule foi encontrada no tratamento inundado
484 (Tukey, $P = 0,000$), não havendo diferença entre os tratamentos de interação para as plântulas
485 do tratamento inundado (Tukey, $P = 0,412$) (Fig. 6 B). A biomassa de raiz tende a ser maior
486 em indivíduos não inundados sem interação interespecífica. Da mesma forma, quando
487 inundados a biomassa da raiz foi maior em interação interespecífica (Fig. 6 C). Não houve
488 diferença na biomassa total entre as plântulas dos tratamentos inundado e não inundado
489 (Tukey, $P = 0,413$) (Fig. 6 D). A RPA tende a ser maior quando há a combinação dos
490 tratamentos não inundado sem interação interespecífica. Da mesma forma, quando inundado a
491 RPA foi maior em interação interespecífica (Fig. 6 E). A AFE foi maior nos tratamentos
492 inundado (Tukey, $P = 0,000$), sem interação interespecífica (Tukey, $P = 0,032$) e na
493 combinação dos tratamentos inundado sem interação interespecífica (Tukey, $P = 0,034$) (Fig.
494 6 F).

495 Plântulas de *Hura crepitans* tendem a ter maior biomassa de folhas no tratamento não
496 inundado (Tukey, $P = 0,000$), sem interação interespecífica (Tukey, $P = 0,000$) e na
497 combinação dos tratamentos inundado em interação interespecífica (Tukey, $P = 0,004$) (Fig. 7
498 A). A maior biomassa do caule foi encontrada para indivíduos não inundados sem interação
499 interespecífica. Da mesma forma, indivíduos inundados tendem a ter maior biomassa do caule

500 em interação interespecífica (Fig. 7 B). A maior biomassa da raiz foi encontrada em
501 indivíduos não inundado sem interação interespecífica. No entanto, em indivíduos inundados
502 a maior biomassa da raiz foi em indivíduos sem interação interespecífica (Fig. 7 C). A maior
503 biomassa total foi encontrada para indivíduos não inundados sem interação interespecífica. Da
504 mesma forma, indivíduos inundados tendem a ter maior biomassa total em interação
505 interespecífica (Fig. 7 D). A RPA foi maior no tratamento inundado (Tukey, $P = 0,000$), sem
506 interação (Tukey, $P = 0,008$) e na combinação do tratamento inundado sem interação
507 interespecífica (Tukey, $P = 0,000$) (Fig. 7 E). A AFE foi maior no tratamento não inundado
508 (Tukey, $P = 0,000$), sem interação interespecífica (Tukey, $P = 0,002$) e na combinação dos
509 tratamentos inundado com interação interespecífica (Tukey, $P = 0,003$) (Fig. 7 F).

510

511 *Os índices de competição*

512

513 Para *Crataeva benthamii* o RII tendeu a ser negativo no tratamento não inundado e
514 positivo para o tratamento inundado, no entanto os valores não foram diferentes de zero, não
515 havendo diferenças nos valores de RII entre plântulas do tratamento não inundado e do
516 inundado ($F = 3,543$; $gl = 1$; $P = 0,067$; $n = 20$) (Fig. 8 A). Da mesma forma, o I_{imp} tendeu a
517 ser negativo no tratamento não inundado e positivo para o tratamento inundado, no entanto os
518 valores não diferiram de zero. Apesar disso, o I_{imp} diferiu ($F = 6,546$; $gl = 1$; $P = 0,015$; $n =$
519 20) entre plântulas do tratamento não inundado e do inundado (Fig. 8 B).

520 Para *Hura crepitans* o RII para as plântulas do tratamento não inundado foi negativo
521 e diferente de zero. Já o RII para as plântulas do tratamento inundado tendeu a ser positivo
522 mais não foi diferente de zero. Houve diferença no IRR ($F = 4,120$; $gl = 1$; $P = 0,049$; $n = 20$)
523 entre os tratamentos não inundado e inundado (Fig. 9 A). O I_{imp} foi negativo e diferente de
524 zero para as plântulas no tratamento não inundado, enquanto que para as plântulas do
525 tratamento inundado o I_{imp} foi positivo e diferente de zero. Houve diferença entre os valores
526 de I_{imp} de plântulas não inundadas daquelas inundadas ($F = 23,339$; $gl = 1$; $P = 0,000$; $n = 20$)
527 (Fig. 9 B).

528

529 Experimento em campo

530

531 Foi observado que os números de plântulas de *Crataeva benthamii* mortas e vivas ao
532 final do experimento foram diferentes em cada uma das combinações de tratamentos (X^2 de

533 Pearson = 24,960; $gl = 3$; $P = 0,000$). Sendo o maior número de indivíduos mortos encontrados nas
534 combinações de tratamentos: várzea alta sem interação interespecífica e várzea alta em interação
535 interespecífica, 10 de 20 e 15 de 20, respectivamente (Tab. 4). Por outro lado, todos os indivíduos de
536 *Hura crepitans* em todas as combinações de tratamentos sobreviveram até o final do
537 experimento.

538 O resultado da ANOVA de medidas repetidas mostrou duas interações significantes
539 sobre o crescimento de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em campo. A altura de *Crataeva*
540 *benthamii* foi afetada pela interação entre o tempo e o tipo florestal. A interação entre o tempo
541 e o tipo florestal também afetou o DCC, o número de folhas e a área foliar de *Hura crepitans*.
542 A área foliar de *Hura crepitans* foi afetada pela interação entre o tempo e a interação
543 interespecífica. Os resultados do teste de Kruskal-Wallis para o número de folhas e para a
544 área foliar de *Crataeva benthamii* e para a altura de *Hura crepitans* mostraram que não houve
545 diferenças entre os tratamentos (Tab. 5).

546 Plântulas de *Hura crepitans* tiveram maior DCC (Tukey, $P = 0,000$) e área foliar
547 (Tukey, $P = 0,015$) na várzea baixa (Fig. 11 B e 11 D, respectivamente).

548

549 **Discussão**

550

551 O baixo número de indivíduos adultos de *Crataeva benthamii* encontrados na várzea
552 baixa pode estar relacionado ao fato de que esta espécie preferencialmente ocupe a beira do
553 rio (Wittmann *et al.* 2010b). Como não foi feita nenhuma parcela na beira do rio,
554 possivelmente os indivíduos adultos de *Crataeva benthamii* não foram incluídos na
555 amostragem. Em contrapartida, foi amostrado um altíssimo número de plântulas (216).

556 Já o baixo número de indivíduos adultos de *Hura crepitans* encontrados na várzea alta
557 pode ser um indício da exploração dessa espécie nessa área, uma vez que *Hura crepitans* é
558 uma das espécies mais frequentemente exploradas para confecção de compensados (Worbes
559 *et al.* 2001), por possuir baixa densidade da madeira ($<0.60 \text{ g cm}^{-3}$, Schöngart 2003) e ser
560 abundante nas florestas de várzea do Brasil (Schöngart & Queiroz 2010). Além disso, o
561 número de plântulas também é muito baixo. Isso pode estar relacionado ao evento de cheia de
562 2009 que pode ter levado a uma elevada mortalidade das plântulas, indicando que para *Hura*
563 *crepitans* a inundação pode ser o principal fator limitando a distribuição da espécie ao longo
564 do gradiente de inundação.

565 Quando avaliamos a distribuição de *Crataeva benthamii* na várzea alta e *Hura*
566 *crepitans* na várzea baixa, percebemos que plântulas de ambas as espécies foram encontradas
567 tanto na várzea baixa quanto na várzea alta, no entanto em densidades diferentes, sendo o
568 maior número de plântulas de *Crataeva benthamii* encontradas na várzea baixa enquanto que
569 o maior número de plântulas de *Hura crepitans* encontradas na várzea alta. Na várzea baixa
570 não foi encontrado nenhum indivíduos jovem de *Hura crepitans*, resultado similar àquele
571 reportado para essa espécie por Assis (2008), em uma floresta de várzea na RDS Mamirauá,
572 em que foram encontrados oito indivíduos com altura ≥ 1 m e diâmetro na altura do peito < 10
573 cm, todos em florestas de várzea alta. Na várzea alta apenas um indivíduo jovem de *Crataeva*
574 *benthamii* foi encontrado. Por outro lado, não ocorreram indivíduos adultos de *Crataeva*
575 *benthamii* na várzea alta, nem indivíduos adultos de *Hura crepitans* na várzea baixa. Esses
576 resultados indicam que o estabelecimento logo após o término da cheia, ou seja, no início do
577 período de seca, tanto de *Crataeva benthamii* na várzea alta quanto de *Hura crepitans* na
578 várzea baixa podem ocorrer. Isto sugere a existência de outros mecanismos que podem estar
579 atuando no nível de plântulas, limitando o recrutamento das duas espécies em ambos os tipos
580 florestais. Com esse levantamento, fica claro que plântulas de ambas as espécies podem ser
581 encontradas nos sítios amostrais, princípio primário para a interação entre indivíduos.

582 Sendo assim, possivelmente existam outros mecanismos que limitam o
583 estabelecimento ao longo da planície inundável, impondo os limites inferiores e superiores de
584 distribuição das espécies arbóreas das florestas de várzea. Um dos mecanismos mais bem
585 descritos como limitante para a distribuição das espécies é a inundação (Junk *et al.* 1989;
586 Wittmann & Junk 2003; Piedade *et al.* 2010). Diante da inundação o crescimento em altura e
587 o DCC foram reduzidos ou mesmo estagnados em ambas as espécies. Todas as plântulas
588 submetidas ao tratamento inundado perderam 100% das folhas, não havendo produção de
589 folhas novas durante os 60 dias de inundação. Indicando a indução de um estado de
590 dormência das plântulas decorrente da inundação, que leva à estagnação do crescimento em
591 altura e à perda de folhas. Resultados similares foram encontrados por Parolin (2001b) para
592 seis espécies arbóreas comuns nas florestas de várzea da Amazônia Central, incluindo
593 *Crataeva benthamii*.

594 Após suprimida a inundação, *Crataeva benthamii* apresentou rápida rebrota das folhas
595 e intenso crescimento, compatíveis com a reconhecida adaptação das árvores da várzea baixa
596 no sentido de maximizar o uso da reduzida fase terrestre para o crescimento (Parolin 2001b).

597 Quatro semanas após o fim da inundação as plântulas de *Crataeva benthamii* ultrapassaram a
598 altura das plântulas não inundadas evidenciando a grande capacidade da espécie em
599 compensar o período de repouso e retornar às proporções alométricas adequadas, dentro da
600 fase terrestre. Como consequência da perda das folhas durante a inundação, ao ser suprimida
601 essa condição, *Crataeva benthamii* passa a investir mais em folhas e caule do que em raízes.
602 Adicionalmente, isto sugere que o processo de inundação em espécies altamente adaptadas
603 pode induzir respostas que beneficiam as plântulas quando comparadas àquelas que não foram
604 inundadas.

605 Diferentemente, plântulas de *Hura crepitans* mesmo depois de suprimida a inundação
606 apresentaram crescimento negativo, decorrente do apodrecimento do meristema apical do
607 caule (Apêndice C) possivelmente como resultado do apodrecimento da raiz, primeiro
608 compartimento da planta a ser afetado pela inundação prolongada em plantas pouco ou não
609 tolerantes à inundação (Piedade *et al.* 2010), isso porque nessas condições, as plantas não
610 adaptadas à hipóxia passam a produzir etanol e pouco ATP, reduzindo drasticamente o
611 crescimento das raízes e a absorção de nutrientes minerais (Marengo & Lopes 2009). Além
612 dos efeitos sobre o crescimento radicular visto em *Hura crepitans*, a inundação afetou
613 negativamente também o crescimento da parte aérea. Isso porque o processo de inundação
614 suprime a formação e a expansão das folhas e entrenós, causando senescência foliar e
615 abscisão prematura, induzindo a morte da parte aérea (Kozlowski 1984; Kozlowski *et al.*
616 1991). O impacto da redução do potencial redox do solo causa não só a limitação de oxigênio
617 no solo mais também a produção de vários compostos, muitos dos quais são considerado
618 altamente fitotóxicos (Pezeshki 2001). Além disso, ao final da inundação, a reintrodução de
619 oxigênio no solo pode causar danos nos tecidos, bem como a diminuição do crescimento e da
620 sobrevivência da raiz (VanToai & Bolles 1991; Crawford & Wollenweber-Ratzer 1992;
621 Albrecht & Wiedenroth 1994; Crawford *et al.* 1994). A diminuição no crescimento em altura
622 e em DCC em plântulas de *Hura crepitans* após a supressão da inundação, bem como o menor
623 investimento em biomassa de folhas, caule e raízes, pode estar indicando tanto os efeitos da
624 redução do oxigênio e da eventual ação de fitotóxicos durante a inundação, quanto injúrias
625 após anóxia.

626 Além da inundação outros mecanismos podem determinar a distribuição das espécies,
627 entre eles está a interação planta-planta. Nossos resultados mostram que plântulas de
628 *Crataeva benthamii* em interação com *Hura crepitans* passam a investir menos em número e

629 biomassa de folhas e em AFE, sugerindo que plântulas de *Hura crepitans* prejudicam o
630 crescimento e a incorporação em biomassa de plântulas de *Crataeva bentharii*. Apesar de
631 parecer intuitivo que plântulas de *Crataeva bentharii* pudessem ser sombreadas por plântulas
632 de *Hura crepitans*, isso não foi observado ao longo do experimento. Isso porque as plântulas
633 de *Hura crepitans* ficaram muito altas permitindo que toda a luz incidente chegasse até
634 *Crataeva bentharii* (Apêndice B). Ackerly *et al.* (2002) estudaram a variação na AFE em
635 relação à distribuição de 22 espécies de arbustos no chaparral na Califórnia, e mostraram que
636 a AFE diminuiu com o aumento de insolação. Hoffmann *et al.* (2005) trabalharam com 14
637 pares de espécies, sendo cada par composto por uma espécie de savana e uma espécie de
638 floresta do mesmo gênero no Cerrado, Centro-sul do Brasil. Em 12 dos 14 pares as espécies
639 das florestas tiveram significativamente maior AFE do que espécies da savanna. Os autores
640 acreditam que as altas irradiâncias e a seca sazonal típica de ambientes de savana podem ter
641 contribuído para a evolução da baixa AFE de espécies de cerrado. A menor AFE em plântula
642 de *Crataeva bentharii* em interação interespecífica pode ser resultado da competição por
643 água e/ou por nutrientes, e pela alta incidência de luz. Isso porque quando a disponibilidade
644 de nutrientes e água no ambiente é baixa e a incidência de luz é alta, a AFE diminui (Reich *et*
645 *al.* 1992; Larcher 2000; Fonseca *et al.* 2000; Niinemets 2001). Os resultados deste estudo
646 mostram que na ausência da inundação a espécie mais tolerante a inundação *Crataeva*
647 *bentharii* é prejudicada pela presença da espécie mais competitiva *Hura crepitans*.
648 Corroborando assim a hipótese do ponto-de-não-retorno (Wittmann *et al.* 2010a).

649 Da mesma forma, a presença de *Crataeva bentharii* influenciou negativamente o
650 crescimento e a incorporação em biomassa das plântulas de *Hura crepitans*. Em uma
651 condição abiótica que permita uma rápida aquisição de recursos, a competição é
652 frequentemente mais intensa que em condições abióticas estressantes (Bertness 1991).

653 Todavia, as respostas de uma espécie frente à outra podem ou não ser modificadas de
654 acordo com o estresse do ambiente. Este estudo mostrou que, quando inundadas, as plântulas
655 de *Crataeva bentharii* não diferiram na altura, no DCC, no número de folhas, na biomassa de
656 folha e na biomassa do caule entre os tratamentos sem interação e em interação
657 interespecífica. No entanto, a AFE foi maior no tratamento sem interação interespecífica. É
658 muito plausível que a menor AFE em plântulas no tratamento em interação resulte da
659 competição por água e/ou nutrientes, pois AFE menor contribui para uma maior sobrevivência
660 das folhas, retenção de nutrientes e proteção contra a dessecação (Mooney & Dunn 1970). Em

661 condições de baixa disponibilidade de água a redução da área foliar é um mecanismo adotado
662 na maioria das plantas, pois ajuda a manter uma temperatura favorável nas folhas, controla a
663 perda de água por transpiração, e reduz o consumo de água (Jones 1992; Liu & Stützel 2002).
664 Já a maior RPA em plântulas de *Crataeva benthamii* quando em interação interespecífica
665 pode resultar do aporte de matéria orgânica no solo gerado pelo apodrecimento das raízes de
666 *Hura crepitans*. Adicionalmente os valores de RII e I_{imp} de *Crataeva benthamii* mostraram
667 uma tendência a serem negativos (competição) para plântulas do tratamento não inundado e
668 positivos (facilitação) para plântulas do tratamento inundado, no entanto estes valores não
669 diferiram de zero. Estes resultados impossibilitam afirmar se diante da inundação *Crataeva*
670 *benthamii* é beneficiada ou prejudicada pela presença de *Hura crepitans*.

671 Diante da inundação plântulas de *Hura crepitans* apresentaram maior altura, DCC,
672 número de folhas, biomassa de folhas, biomassa do caule, biomassa total e AFE no tratamento
673 em interação interespecífica. Isto mostra que frente à inundação a interação interespecífica
674 facilitou o crescimento e a incorporação de biomassa das plântulas de *Hura crepitans*.
675 Quando condições físicas severas restringem a aquisição de recursos, o melhoramento da
676 maioria dos fatores limitantes por uma planta vizinha mais resistente pode favorecer o
677 crescimento mais do que a competição com um vizinho é capaz de reduzi-lo (Callaway 1997).
678 Os valores de RII de *Hura crepitans* foram negativos para as plântulas não inundadas e
679 positivos para as plântulas inundadas, mas também não diferiram de zero. No entanto, o valor
680 do I_{imp} das plântulas de *Hura crepitans* quando estas estavam não inundadas foi negativo e
681 diferente de zero e positivo e diferente de zero quando estavam inundadas. Estes resultados
682 mostram que diante da inundação, as plântulas de *Hura crepitans*, espécie menos tolerante a
683 inundação, foram beneficiadas (facilitação) pela presença de *Crataeva benthamii*, enquanto
684 que na ausência da inundação uma relação de competição foi estabelecida. Esses resultados
685 são compatíveis com a hipótese do gradiente-de-estresse (Bertness & Callaway 1994), em
686 que interações planta-planta podem mudar de competição para facilitação ao longo de um
687 gradiente de estresse, representado neste estudo pelos dois extremos de níveis de inundação
688 (várzea baixa e várzea alta) ao longo da planície alagável.

689 Em um estudo com espécies de gramíneas em prados calcários Liancourt *et al.* (2005)
690 demonstraram que a resposta competitiva é inversa à habilidade em tolerar estresse físico. Da
691 mesma forma, em um estudo com 115 espécies de comunidades de plantas subalpinas e
692 alpinas distribuídas em 11 cadeias de montanhas diferentes Callaway *et al.* (2002) concluíram

693 que a competição domina as interações em altitudes mais baixas, onde as condições são
694 fisicamente menos estressantes. Por outro lado, nas altitudes elevadas, onde o estresse
695 abiótico é alto, as interações entre plantas foram predominantemente positivas. Pugnaire &
696 Luque (2001) investigaram as mudanças na competição e facilitação entre um arbusto e suas
697 espécies de sub-bosque associadas ao longo de um gradiente ambiental no semi-árido do
698 Sudeste da Espanha e mostraram que houve uma mudança no balanço da interação de
699 positiva, em ambientes com estresse hídrico e inférteis, para neutra ou mesmo negativa no
700 habitat mais fértil. Em um pântano na planície Sanjiang, China, Luo *et al.* (2010) avaliaram os
701 efeitos das interações interespecíficas e intraespecíficas em três espécies de plantas sob três
702 níveis de inundação, e concluíram que a competição diminui e a facilitação aumenta com o
703 aumento nos níveis da água.

704 O fato dos valores de *RII* de *Hura crepitans* não terem sido diferentes de zero, como
705 foi para o I_{imp} , pode ser efeito das propriedades que os índices incorporam em suas fórmulas.
706 Enquanto que os índices de intensidade da interação, como o *RII*, permitem uma expressão
707 simétrica da intensidade de ambas as interações, determinando o impacto da competição ou da
708 facilitação independente do impacto de outros fatores como estresse abiótico ou herbivoria, os
709 índices de importância da competição, como o I_{imp} considera o impacto da competição ou da
710 facilitação relativo ao impacto de todos os fatores no ambiente que interferem no sucesso da
711 planta (Brooker *et al.* 2005).

712 No entanto, em campo não foram detectadas diferenças significativas entre os
713 tratamentos para qualquer um dos quatro parâmetros de crescimento avaliados para *Crataeva*
714 *benthamii*. Sugerindo que os insights quanto à interação planta-planta não são similares entre
715 casa de vegetação e campo. Além disso, um grande número de indivíduos de *Crataeva*
716 *benthamii* em todas as combinações de tratamentos, mas especialmente na várzea alta,
717 tiveram o meristema apical e caule predados até o colo comprometendo a sobrevivência dos
718 mesmos (Apêndice E). Para os indivíduos que sobreviveram à predação, a herbivoria nas
719 folhas foi massiva, o que se refletiu na diminuição do número de folhas e da área foliar a
720 partir da 2ª semana de experimento, chegando à zero na maior parte das plântulas na 6ª
721 semana, valor que se manteve até o final do experimento. Espécies pioneiras sofrem taxas de
722 herbivoria maiores do que espécies do estágio tardio (Dalling & Hubbell 2002; Howlett &
723 Davidson 2003), e plântulas de espécies pioneiras que se estabelecem em florestas maduras
724 morrem mais rápido do que as espécies do estágio tardio (Lieberman *et al.* 1985; Kitajima

1994). Essa elevada mortalidade de *Crataeva benthamii* na várzea alta provavelmente resulta da ausência de características morfológicas que possam melhorar a defesa contra herbívoros e patógenos, tais como folhas densas e resistentes, um sistema radicular bem estabelecido e alta densidade da madeira. Coley (1983) mostrou que folhas maduras de espécies pioneiras foram predadas seis vezes mais rapidamente do que folhas de espécies tolerantes à sombra. O autor acredita que isso ocorre porque espécies pioneiras têm folhas mais maleáveis, com baixas concentrações de fibras e compostos fenólicos, e quantidades de nitrogênio e água mais elevadas.

Para *Hura crepitans* também não foram detectadas diferenças entre o tratamento de interação, indicando que também para essa espécie os insights quanto à interação planta-planta não são similares entre casa de vegetação e campo. No entanto, o tipo florestal exerceu influência sobre o DCC e a área foliar, sendo maiores na várzea baixa. Provavelmente esse resultado seja reflexo da maior disponibilidade de luz. Wittmann & Junk (2003) mostraram que em comparação as florestas de várzea alta que apresentam baixa radiação solar incidente, as florestas de várzea baixa possuem maior radiação solar incidente no chão da floresta e, portanto, disponível para as plântulas. Árvores de dossel e subdossel que são tolerantes à sombra podem responder de forma oportunista ao aumento nos níveis de luz (Lieberman *et al.* 1985). Além disso, *Hura crepitans* não teve nenhum indivíduo predado durante todo o experimento. Possivelmente como resultado da presença de compostos químicos que atuam na defesa contra herbívoros. Rojas *et al.* (2010) investigando a composição química do látex de *Hura crepitans* detectaram metabólitos secundários importantes como os alcaloides responsáveis em prover defesa contra ataques de herbívoros e patógenos. Brondani (2006) avaliou os efeitos de diferentes concentrações do látex de *Hura crepitans* em larvas infestantes de carrapatos e observou mortalidade acima de 95% para todas as concentrações testadas. Diante desses resultados, provavelmente a herbivoria desempenha um papel importante como limitante à distribuição de *Crataeva benthamii* nas florestas de várzea alta. Nesse sentido, e dada sua importância, esta questão deverá merecer estudos futuros com esta e outras espécies arbóreas da várzea amazônica.

753

754 **Conclusões**

755

756 A distribuição de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* na várzea do Lago do Januari
757 sugere que o estabelecimento inicial das plântulas de ambas espécies pode ocorrer nos dois

758 tipos florestais, várzea baixa e várzea alta, indicando a existência de outros mecanismos
759 determinando a ocorrência preferencial de *Crataeva benthamii* na várzea baixa e de *Hura*
760 *crepitans* na várzea alta. A partir deste resultado, foi possível investigar os efeitos da
761 inundação, da interação interespecífica e do tipo florestal como mecanismos que determinam
762 a ocorrência preferencial das espécies nos dois tipos florestais.

763 Sem dúvidas a inundação exerceu forte influência sobre o crescimento e a
764 incorporação em biomassa das espécies, e as resposta se relacionam à tolerância diferencial de
765 cada espécie ao processo de inundação. Para espécies altamente adaptadas como *Crataeva*
766 *benthamii*, o processo de inundação pode até funcionar como um gatilho para aumentar o
767 crescimento e a incorporação em biomassa das plântulas. Já para espécies pouco tolerantes a
768 inundação como *Hura crepitans*, a inundação limita drasticamente o crescimento e a
769 incorporação em biomassa, comprometendo o retorno das plântulas às suas condições
770 alométricas normais, mesmo com o fim da inundação.

771 Uma vez que potencialmente as espécies podem se encontrar no nível de plântula em
772 seu ambiente natural, provavelmente a interação interespecífica também exerça influência
773 sobre o crescimento e a incorporação em biomassa. Ambas espécies parecem prejudicar o
774 crescimento e a alocação em biomassa da outra, sustentando a *hipótese do ponto-do-não-*
775 *retorno*, em que a competição pode estar atuando limitando a ocorrência das espécies da
776 várzea baixa nas florestas de várzea alta.

777 Aparentemente diante da inundação ambas as espécies se beneficiam no crescimento e
778 a incorporação em biomassa da presença da outra. No entanto as respostas das plântulas de
779 *Crataeva benthamii* não são tão claras. Por isso, acreditamos que outros estudos são
780 necessários para que haja maior congruência nos resultados entre os parâmetros medidos.
781 Esse resultado é corroborado pela análise dos valores para os IRR e o I_{imp} . Em *Crataeva*
782 *benthamii*, apesar de ter sido encontrada uma tendência negativa quando não inundada,
783 caracterizando competição, e uma tendência positiva quando inundada, caracterizando
784 facilitação, os valores não diferiram de zero. Apesar de ter ocorrido isso também para o IRR
785 de *Hura crepitans*, o I_{imp} mostrou ser negativo e diferente de zero para plântulas não
786 inundadas, e, positivo e diferente de zero para plântulas inundadas. Dessa forma, diante da
787 inundação, as plântulas de *Hura crepitans*, espécie menos tolerante a inundação, foram
788 beneficiadas (facilitação) pela presença de *Crataeva benthamii*, enquanto que na ausência da
789 inundação uma relação de competição foi estabelecida. Esses resultados são compatíveis com

790 a *hipótese do gradiente de estresse*, em que interações planta-planta podem mudar de
791 competição para facilitação ao longo de um gradiente de estresse. No presente estudo, este
792 gradiente é representado pelos dois extremos de níveis de inundação (várzea baixa e várzea
793 alta) ao longo da planície alagável.

794 No entanto, em campo não encontramos efeitos da interação interespecífica sobre o
795 crescimento das espécies. Assim os insights em casa de vegetação e em campo não são
796 similares. Por outro lado, plântulas de *Crataeva benthamii* foram altamente predadas
797 principalmente na floresta de várzea alta, enquanto que nenhuma plântula de *Hura crepitans*
798 sofreu injúrias causadas por herbívoros que comprometessem a sobrevivência dos indivíduos.
799 Acreditamos que outros fatores, como a herbivoria parecem determinar também a colonização
800 das espécies nas florestas de várzea alta. Para isso, estudos que realmente dimensionem os
801 efeitos da herbivoria sobre o estabelecimento das espécies nos dois tipos florestais da várzea
802 são necessários.

803 O presente estudo mostrou evidências que sustentam a *hipótese do ponto do não*
804 *retorno*, mas abrem pressupostos para acreditar que a inundação e a competição não atuam
805 sozinhas determinando a colonização das espécies arbóreas nas florestas de várzea. Nossos
806 resultados corroboram também a *hipótese do gradiente de estresse*, uma vez que diante do
807 estresse físico, neste caso representado pela inundação, a presença da espécie mais tolerante
808 ao estresse, *Crataeva benthamii*, beneficiou a espécie mais competitiva, *Hura crepitans*.

809

810 **Agradecimentos**

811

812 A FAPEAM e ao PRONEX– FAPEAM/CNPq “Tipologias Alagáveis” pelo apoio
813 financeiro. Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), ao Grupo MAUA
814 “Ecologia, monitoramento e uso sustentável de áreas úmidas” e ao Projeto INPA/Max-Planck
815 pelo apoio logístico. A Jéssica Ferreira Barroncas pela ajuda nos trabalhos em casa de
816 vegetação e em campo.

817

818 **Referências bibliográficas**

819

820 Ackerly, D.D.; Knight, C.A.; Weiss, S.B.; Barton, K. & Starmer, K.P. 2002. Leaf size,
821 specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns

- 822 in species level and community level analyses. **Oecologia** 130: 449-457.
823
- 824 Albrecht, G. & Wiedenroth, E.M. 1994. Protection against activated oxygen following re-
825 aeration of hypoxically pretreated wheat roots. The response of the glutathione system.
826 **Journal of Experimental Botany** 45: 449-455.
827
- 828 Armas, C.; Ordiales, R. & Pugnaire, F.I. 2004. Measuring plant interactions: a new
829 comparative index. **Ecology** 85: 2682–2686.
830
- 831 Armas, C.; Rodríguez-Echeverría, S. & Pugnaire, F.I. 2011. A field test of the stress-gradient
832 hypothesis along an aridity gradient. **Journal of Vegetation Science** 22: 818–827.
833
- 834 Assis, R.L. 2008. Composição florística e estrutura da regeneração arbórea de florestas de
835 várzea alta e várzea baixa na RDS Mamirauá, Amazônia. Dissertação de Mestrado, Instituto
836 Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade Federal do Amazonas, Manaus,
837 Amazonas. Pp. 1-86.
838
- 839 Bertness, M.D. & Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. **Trends in**
840 **Ecology and Evolution** 9: 191-193.
841
- 842 Bertness, M.D. 1991. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New
843 England salt marsh. **Ecology** 72: 125-137.
844
- 845 Bertness, M.D. 1992. The ecology of a New England salt marsh. **American Scientist** 80: 260-
846 268.
847
- 848 Blom, C.W.P.M. & Voeselek, L.A.C.J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. **Tree**
849 11: 290-295.
850
- 851 Blom, C.W.P.M.; Voeselek, L.A.C.J.; Banga, M.; Engelaar, W.M.H.G.; Rijnders, J.H.G.M.;
852 Van De Steeg, H.M. & Visser, J.W. 1994. Physiological ecology of Riverside species:
853 adaptive responses of plants to submergence. **Annals of Botany** 74: 253-263.

- 854 Brondani, F.M.M. 2006. Atividade carrapaticida do látex da planta *Hura crepitans* L. e do
855 extrato etanólico da planta *Rinorea pubiflora* (Benth.) Sprague & Sandwith em larvas de
856 *Boophilus microplus* e *Rhipicephalus sanguineus*. Dissertação de Mestrado, Universidade
857 Federal de Rondônia, Rondônia. Pp 72.
858
- 859 Brooker, R.; Kikvidze, Z.; Pugnaire, F. I.; Callaway, R. M.; Choler, P.; Lortie, C. J. &
860 Michalet, R. 2005. The importance of importance. **Oikos** 109: 63-70.
861
- 862 Brooker, R.W.; Maester, F.T.; Callaway, R.M.; Lortie, C.L.; Cavieres, L.A.;Kunstler, G.;
863 Liancourt,P.; Tielbörger, K.; Travis, J.M.J.; Anthelme, F.; Armas, C.; Coll, L.; Corcket, E.;
864 Delzon, S.; Forey, E.; Kikvidze, Z.; Olofsson, J.; Pugnaire, F.; Quiroz, C.L.; Saccone, P.;
865 Schiffers, K.; Seifan, M.; Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities:
866 the past, the present, and the future. **Journal of Ecology** 96:18-34.
867
- 868 Bruno, J.F.; Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological
869 theory. **Trends in Ecology and Evolution** 18: 119-125.
870
- 871 Callaway, R. M; Brooker, R.W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Lortie, C.J.; Michalet, R.; Paolini,
872 L.; Pugnaire, F.I.; Newingham, B.; Aschehoug, E.T.; Armas, C.; Kikodze, D. & Cook, B.
873 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature** 417: 844- 848.
874
- 875 Callaway, R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the
876 individualisticcontinuum concept. **Oecologia** 112: 143-149.
877
- 878 Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical
879 forest. **Ecological Monographs** 53: 209-234.
880
- 881 Conserva, A.S. 2007. Germinação de sementes, emergência e recrutamento de plântulas de
882 dez espécies arbóreas das várzeas da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã e
883 Mamirauá, Amazônia Central. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da
884 Amazônia/ Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. Pp. 1-147.
885

- 886 Crawford, R.M.M. & Wollenweber-Ratzer, B. 1992. Influence of L-ascorbic acid on post-
887 anoxic growth and survival of chickpea seedlings (*Cicer arietinum* L.). **Journal of**
888 **Experimental Botany** 43:703-708.
- 889 Crawford, R.M.M.; Walton, J.C. & Wollenweber-Ratzer, B. 1994. Similarities between post-
890 ischaemic injury to animal tissues and post-anoxic injury in plants. **Proceedings of the Royal**
891 **Society of Edinburgh Section B Biological Sciences** 102: 325-332.
- 892
- 893 Curtis, J.T. & McIntosh, R.P. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic
894 phytosociological characters. **Ecology** 31: 434-455.
- 895
- 896 Dalling, J.W. & Hubbell, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as
897 determinants of recruitment success for pioneer species. **Journal of Ecology** 90: 557-568.
- 898
- 899 Fonseca, C.R.; Overton, J.M.; Collins, B. & Westoby, M. 2000. Shifts in trait-combinations
900 along rainfall and phosphorous gradients. **Journal of Ecology** 88:964–977.
- 901
- 902 Hacker, S.D. & Bertness, M.D. 1999. Experimental evidence for factors maintaining plant
903 species diversity in a New England salt marsh. **Ecology** 80: 2064-2073.
- 904
- 905 Hoffmann, W.A.; Franco, A.C.; Moreira, M.Z. & Haridasan, M. 2005. Specific leaf area
906 explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional**
907 **Ecology** 19: 932-940.
- 908
- 909 Howlett, B.E. & Davidson, D.W. 2003. Effects of seed availability, site conditions, and
910 herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. **Forest Ecology and**
911 **Management** 184: 369-383.
- 912
- 913 Jackson, M.B. & Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant
914 ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology** 1: 274-287.
- 915
- 916 Jones, H.G. 1992. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental**
917 **plant physiology**. Cambridge University Press, New York. 428pp.

- 918 Jung, V.; Mony, C.; Hoffmann, L. & Muller, S. 2009. Impact of competition on plant
919 performances along a flooding gradient: a multi-species experiment. **Journal of Vegetation**
920 **Science** 20: 433-441.
- 921
- 922 Junk, W.J. 1980. Áreas inundáveis: um desafio para limnologia. **Acta Amazonica** 10: 775-
923 795.
- 924
- 925 Junk, W.J.; Bayley, P.B. & Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain
926 systems. **Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science** 106: 110-127.
- 927
- 928 Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Parolin, P.; Wittmann, F. & Schöngart, J. 2010. Ecophysiology,
929 Biodiversity and Sustainable Management of Central Amazonian Floodplain Forests: A
930 Synthesis. Pp. 511-540. In: Junk, W.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin,
931 P. (Org.). **Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable**
932 **Management**. Ecological Studies, Springer Verlag, Heidelberg.
- 933
- 934 Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as
935 correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia** 98: 419-428.
- 936
- 937 Kozłowski, T.T. 1984. Plant responses to flooding of soil. **BioScience** 34: 162-166.
- 938
- 939 Kozłowski, T.T.; Kramer, P.J. & Pallardy, S.G. 1991. **The physiological ecology of woody**
940 **plants**. Academic Press. Pp. 1- 657 San Diego, CA, USA.
- 941
- 942 Kubitzki, K. & Ziburski, A. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia.
943 **Biotropica** 26: 30-43.
- 944
- 945 Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests.
946 **Plant Systematics and Evolution** 162: 285-304.
- 947
- 948 Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia vegetal**. Pp. 1-531. RiMa Artes e Textos, São Carlos, SP,
949 Brasil.

- 950 Lenssen, J.P.M.; Van de Steeg, H.M. & Source, H.K. 2004. Does disturbance favour weak
951 competitors? Mechanisms of changing plant abundance after flooding. **Journal of Vegetation**
952 **Science** 15: 305-314.
- 953
- 954 Liancourt, P.; Callaway, R.M. & Michalet, R. 2005. Stress tolerance and competitive-
955 response ability determine the outcome of biotic interactions. **Ecology** 86: 1611-1618.
- 956
- 957 Lieberman, D.; Lieberman, M.; Hartshorn, G. & Peralta, R. 1985. Growth rates and age-size
958 relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology** 1: 97-
959 109.
- 960
- 961 Liu, F. & Stützel, H. 2002. Leaf expansion, stomatal conductance, and transpiration of
962 vegetable amaranth (*Amaranthus* sp.) in response to soil drying. **Scientia Horticulturae** 127:
963 878-883.
- 964
- 965 Luo, W.; Xie, Y.; Chen, X.; Li, F. & Qin, X. 2010. Competition and facilitation in three
966 marsh plants in response to a water-level gradient. **Wetlands** 30: 525-530.
- 967
- 968 MacArthur, R.H. 1972. The machinery of competition and predation. Pp. 21-56. In:
969 MacArthur, R.H. **Geographical ecology. patterns in the distribution of species**. Princeton
970 University Press, Princeton, New Jersey.
- 971
- 972 Malkinson, D. & Tielbörger, K. 2010. What does the stress-gradient hypothesis predict?
973 Resolving the discrepancies. **Oikos** 119: 1546-1552.
- 974
- 975 Marengo, R.A. & Lopes, N.F. 2009. **Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações**
976 **hídricas e nutrição mineral**. Pp. 1-486 Editora UFV, Viçosa, MG, Brasil.
- 977 Mooney, H.A. & Dunn, E.L. 1970. Photosynthetic systems of mediterranean- climate shrubs
978 and trees of California and Chile. **American Naturalist** 104: 447-453.
- 979
- 980 Niinemets, N. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and
981 thickness in trees and shrubs. **Ecology** 82: 453-469.

- 982 Parolin, P. 2001b. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought
983 in seedlings of Amazonian floodplain trees. **Oecologia** 128: 326-335.
984
- 985 Parolin, P.; Ferreira, L.V. & Junk, W.J. 2003. Germination characteristics and establishment
986 of trees from central Amazonian flood plains. **Tropical Ecology** 44: 157-169.
987
- 988 Parolin, P.; Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; Kesselmeier, J.;
989 Kleiss, B.; Schmidt, W.; Piedade, M.T.F. & Junk, W.J. 2004. Central Amazon floodplain
990 forests: tree survival in a pulsing system. **Botanical Review** 70: 357-380.
991
- 992 Pezeshki, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil floodin. **Environmental and**
993 **Experimental Botany** 46: 299-312.
994
- 995 Pianka, E.R. 1994. **Evolutionary ecology**. Pp. 1-486 Harper Collins College Publishers, New
996 York, NY.
997
- 998 Piedade, M.T.F.; Ferreira, C.S.; Oliveira Wittmann, A.; Buckeridge, M.S. & Parolin, P. 2010.
999 Biochemistry of Amazonian Floodplain Trees. Pp. 123-134. In: Junk, W.; Piedade, M.T.F.;
1000 Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (Org.). **Amazonian Floodplain Forests:**
1001 **Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management**. Ecological Studies, Springer
1002 Verlag, Heidelberg.
1003
- 1004 Piedade, M.T.F.; Parolin, P. & Junk, W.J. 2006. Phenology, fruit production and seed
1005 dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black- water floodplains. **Revista**
1006 **de Biologia Tropical** 54: 1171-1178.
1007
- 1008 Ponnampereuma, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. **Advances in Agronomy** 24:
1009 29-95.
1010
- 1011 Ponnampereuma, F.N. 1984. Effects of flooding on soils Pp. 9-45. In: Kozlowski, T.T. (Ed.).
1012 **Flooding and Plant Growth**. Academic Press, Orlando, Florida.
1013

- 1014 Pugnaire, F.I. & Luque, M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of
1015 environmental stress. **Oikos** 93: 42-49.
- 1016
- 1017 Reich, P.B.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and
1018 stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs** 62: 365-392.
- 1019
- 1020 Rojas, S.S.; Lima, A.S.; Guilhon, F.S. & Pereira, M.M. 2010. Investigação de
1021 fitoconstituintes presentes no látex das espécies amazônicas *Ficus maxima* Miller e *Hura*
1022 *crepitans* L. In: **Anais da 62ª Reunião da SBPC**. Manaus 2010. SBPC, Manaus, AM.
- 1023
- 1024 Schöngart, J. & Queiroz, H. 2010. Traditional Timber Harvesting in the Central Amazonian
1025 Floodplain Forests. Pp. 419-436. In: Junk, W.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.
1026 & Parolin, P. (Org.). **Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and**
1027 **Sustainable Management**. Ecological Studies, Springer Verlag, Heidelberg.
- 1028
- 1029 Schöngart, J. 2003. Dendrochronologische Untersuchungen in Überschwemmungswäldern
1030 der várzea Zentralamazoniens. **Göttinger Beiträge zur land- und forstwirtschaft in den**
1031 **tropen und subtropen** 149: 1–257.
- 1032
- 1033 Seifan, M.; Seifan, T.; Ariza, C. & Tielbörger, K. 2010. Facilitating an importance index.
1034 **Journal of Ecology** 98: 356–361.
- 1035
- 1036 Soliveres, S.; Eldridge, D.J.; Maestre, F.T.; Bowker, M.A.; Tighe, M. & Escudero, A. 2011.
1037 Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of
1038 facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. **Perspectives in**
1039 **Plant Ecology, Evolution and Systematics** 13: 247–258.
- 1040
- 1041 Van Toai, T.T. & Bolles, C.S. 1991. Postanoxic injury in soybean (*Glycine max*) seedlings.
1042 **Plant Physiology** 97:588-592.
- 1043
- 1044 Wittmann, F. & Junk, W.J. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests.
1045 **Journal of Biogeography** 30: 1533-1544.

- 1046 Wittmann, F.; Anhuf, D. & Junk, W.J. 2002. Tree species distribution and community
1047 structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. **Journal of**
1048 **TropicalEcology** 18: 805-820.
- 1049
- 1050 Wittmann, F.; Schöngart, J. & Junk, W.J. 2010a. Phytogeography, species diversity,
1051 community structure and dynamics of Central Amazonian floodplain forests. Pp. 61-102. In:
1052 Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (Eds). **Amazonian**
1053 **FloodplainForests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management**. Springer
1054 Dordrecht Heidelberg London, New York.
- 1055
- 1056 Wittmann, F.; Schöngart, J.; De Brito, J.M.; Oliveira Wittmann, A.; Piedade, M.T.F.; Parolin,
1057 P.; Junk, W.J.; Guillaumet, J.L. 2010b. *Manual de árvores da várzea da Amazônia Central:*
1058 *taxonomia, ecologia e uso*. Editora INPA, Manaus, Amazonas, Brasil. 286 pp.
- 1059
- 1060 Wittmann, F.; Schöngart, J.; Montero, J.C.; Motzer, T.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Queiroz
1061 H.L. & Worbes, M. 2006a. Tree species composition and diversity gradients in white-water
1062 forests across the Amazon Basin. **Journal of Biogeography** 33: 1334-1347.
- 1063
- 1064 Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P.; Worbes, M.; Piedade, M.T.F. & Junk, W.
1065 2006b. Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to
1066 flooding. **Lawa Journal** 27: 255-268.
- 1067 Worbes, M., Piedade, M.T.F., Schöngart, J., 2001. Holzwirtschaft im Mamirauá-Projekt zur
1068 nachhaltigen Entwicklung einer Region im Überschwemmungsbereich des Amazonas.
1069 **Forstarchiv** 72: 188–200.
- 1070
- 1071
- 1072
- 1073
- 1074
- 1075
- 1076
- 1077
- 1078
- 1079

1080 **Tabela 1.** Resultado do levantamento demográfico das plântulas (≤ 1 cm de DCC), dos indivíduos jovens (> 1
 1081 cm de DCC e ≤ 10 cm de diâmetro a 1,30 m) e dos indivíduos adultos (> 10 cm de diâmetro a 1,30 m) de
 1082 *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em floresta de várzea baixa (VB) e floresta de várzea alta (VA) da floresta
 1083 de várzea do lago do Janauari. Abreviações: DA = densidade absoluta, DR = densidade relativa, FA = frequência
 1084 absoluta, FR = frequência relativa, DoA = dominância absoluta, DoR = dominância relativa e VI = valor de
 1085 importância.

Espécie	Habitat	DA (ind/ m ²)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (cm ² / m ²)	DoR (%)	VI
Plântulas								
<i>C. benthamii</i>	VB	4,34	98,63	91,66	88	-	-	-
	VA	0,12	31,57	20,83	55,55	-	-	-
<i>H. crepitans</i>	VB	0,06	1,36	12,5	12	-	-	-
	VA	0,26	68,42	16,66	44,44	-	-	-
Jovem								
<i>C. benthamii</i>	VB	0,08	50	12,5	100	-	-	-
	VA	0,02	25	4,16	33,33	-	-	-
<i>H. crepitans</i>	VB	0	0	0	0	-	-	-
	VA	0,06	75	8,33	66,66	-	-	-
Adulto								
<i>C. benthamii</i>	VB	0,04	100	8,33	100	0,06	100	300
	VA	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. crepitans</i>	VB	0	0	0	0	0	0	0
	VA	0,42	100	45,83	100	18,44	100	300

1086

1087

1088

1089

1090

1091

1092

1093

1094

1095

1096

1097 **Tabela 2.** Resultados da ANOVA de medidas repetidas (valores de F) para altura e diâmetro do colo caulinar
 1098 (DCC) e do teste de Kruskal-Wallis (valores de H) para o número de folhas de *Crataeva benthamii* e *Hura*
 1099 *crepitans* ($n = 20$) em casa de vegetação. Abreviações: T = tempo; Inun = inundação; Int = interação
 1100 interespecífica; gl = graus de liberdade. Os efeitos significativos para tanto para os valores de F quanto para os
 1101 valores de H são indicados com * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$.

<i>Crataeva benthamii</i>				<i>Hura crepitans</i>			
ANOVA de medidas repetidas				ANOVA de medidas repetidas			
Efeito	gl	Altura	DCC	Efeito	gl	Altura	DCC
		F	F			F	F
T	8	323,04***	56,53***	T	8	351,89***	195,52***
Inun	1	15,34***	0,34	Inun	1	250,46***	288,23***
Int	1	46,57***	6,54*	Int	1	5,11*	0,01
T*Inun	8	99,96***	35,76***	T*Inun	8	522,44***	488,26***
T*Int	8	15,51***	3,61***	T*Int	8	0,6	2,88**
Inun* Int	1	0,54	3,02	Inun* Int	1	6,11*	13,63***
T*Inun*Int	8	7,55***	3,18*	T*Inun*Int	8	2,93**	14,96***
Kruskal-Wallis				Kruskal- Wallis			
Número de folha				Número de folha			
	gl	H			gl	H	
	3	50,694***			3	57,345***	

1102

1103

1104

1105

1106

1107

1108

1109

1110

1111

1112

1113

1114

1115 **Tabela 3.** Resultado da ANOVA de dois fatores (valores de F) e do teste de Kruskal-Wallis (valores de H) para
 1116 a biomassa da folha, biomassa do caule, biomassa da raiz, biomassa total, razão raiz parte aérea (RPA) e área
 1117 foliar específica (AFE) de plântulas de *Crataeva benthamii* ($n = 20$) e *Hura crepitans* ($n = 20$) após 120 dias de
 1118 experimento em casa de vegetação. Abreviações: Inun = inundação; Int = interação interespecífica; gl = graus de
 1119 liberdade. Os efeitos significativos para tanto para os valores de F quanto para os valores de H são indicados
 1120 com * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$.

<i>Crataeva benthamii</i>							<i>Hura crepitans</i>				
ANOVA de Dois Fatores							ANOVA de Dois Fatores				
Efeito	gl	Folha F	Caule F	Raiz F	Total F	RPA F	Efeito	gl	Caule F	Raiz F	Total F
Inun	1	184,19***	39,58***	0,41	8,69**	149,61***	Inun	1	954,66***	893,11***	1298,55***
Int	1	8,44**	1,27	0,17	0,15	0,28	Int	1	3,7	41,88***	17,91***
Inun*Int	1	0,15	0,14	6,49*	3,76	5,84*	Inun*Int	1	17,15***	13,02***	24,99***
Kruskal-Wallis							Kruskal-Wallis				
AFE							Folha RPA AFE				
gl							gl				
H							H				
3							3				
46,49***							70,55*** 40,59*** 19,71***				

1121
 1122
 1123
 1124
 1125
 1126
 1127
 1128
 1129
 1130
 1131
 1132
 1133
 1134
 1135
 1136
 1137

1138 **Tabela 4.** Resultado da tabela de contingência para o número de indivíduos mortos e vivos observados e o
 1139 número de indivíduos mortos e vivos esperados (entre parêntese) de *Crataeva benthamii* após o término do
 1140 experimento em campo em cada uma das combinações de tratamento.

	Nº indivíduos mortos	Nº indivíduos vivos	TOTAL
Várzea baixa * sem interação interespecífica	1 (7,5)	19 (12,5)	20
Várzea baixa * em interação interespecífica	4 (7,5)	16 (12,5)	20
Várzea alta * sem interação interespecífica	10 (7,5)	10 (12,5)	20
Várzea alta * em interação interespecífica	15 (7,5)	5 (12,5)	20
TOTAL	30	50	80

1141

1142

1143

1144

1145

1146

1147

1148

1149

1150

1151

1152

1153

1154

1155

1156

1157

1158

1159

1160

1161

1162

1163

1164 **Tabela 5.** Resultado da ANOVA de medidas repetidas (valores de F) e do teste de Kruskal-Wallis (valores de H)
 1165 para a altura, o número de folhas, o diâmetro do colo caulinar (DCC) e a área foliar (AF) de *Crataeva benthamii*
 1166 e *Hura crepitans* em campo. Indivíduos de *Crataeva benthamii* predados foram excluídos da análise. Os efeitos
 1167 significativos tanto para os valores de F quanto para os valores de H são indicados com * = $P < 0,05$; ** = $P <$
 1168 $0,01$; *** = $P < 0,001$. Abreviações: T = tempo; TFlor = tipo florestal; Int = interação interespecífica; gl = graus
 1169 de liberdade.

<i>Crataeva benthamii</i>				<i>Hura crepitans</i>				
ANOVA de Medidas Repetidas				ANOVA de Medidas Repetidas				
Efeito	gl	Altura	DCC	Efeito	gl	DCC	Número de folha	AF
		F	F			F	F	F
T	7	17,66***	0,99	T	7	250,18***	140,65***	132,9***
TFlor	1	0,96	1,33	TFlor	1	8,24**	3,81	6,04*
Int	1	0,04	1,39	Int	1	0,24	0,15	0,15
T*TFlor	7	3,13*	1,14	T* TFlor	7	60,66***	14,38***	16,91***
T*Int	7	0,31	1,41	T*Int	7	1,49	1,03	2,16*
TFlor* Int	1	1,19	2,12	TFlor * Int	1	0,04	1,07	0,66
T*TFlor*Int	7	0,32	0,67	T* TFlor *Int	7	1,61	0,33	0,59
Kruskal-Wallis				Kruskal-Wallis				
gl	Número de folha		AF	gl	Altura			
	H	H	H		H	H		
3	2,14	2,14		3	3,5			

1170

1171

1172

1173

1174

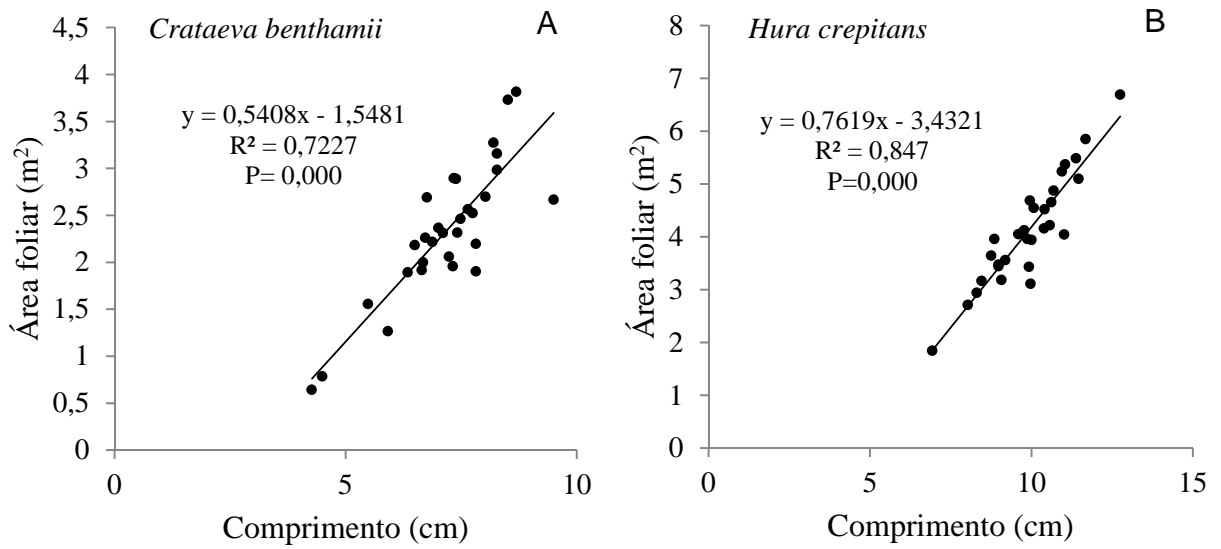
1175

1176

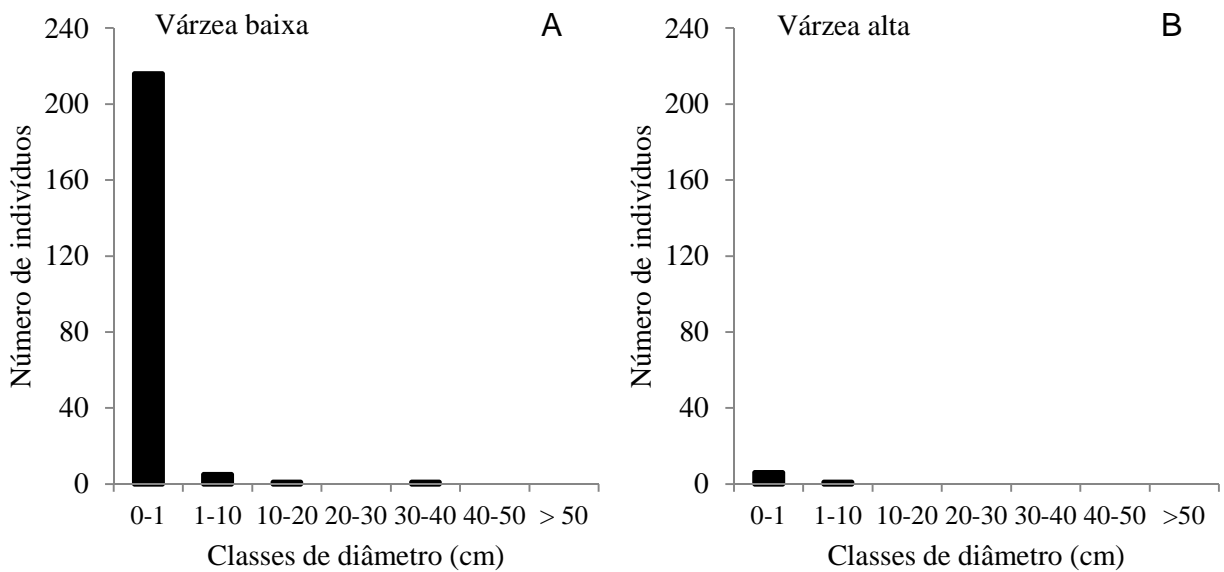
1177

1178

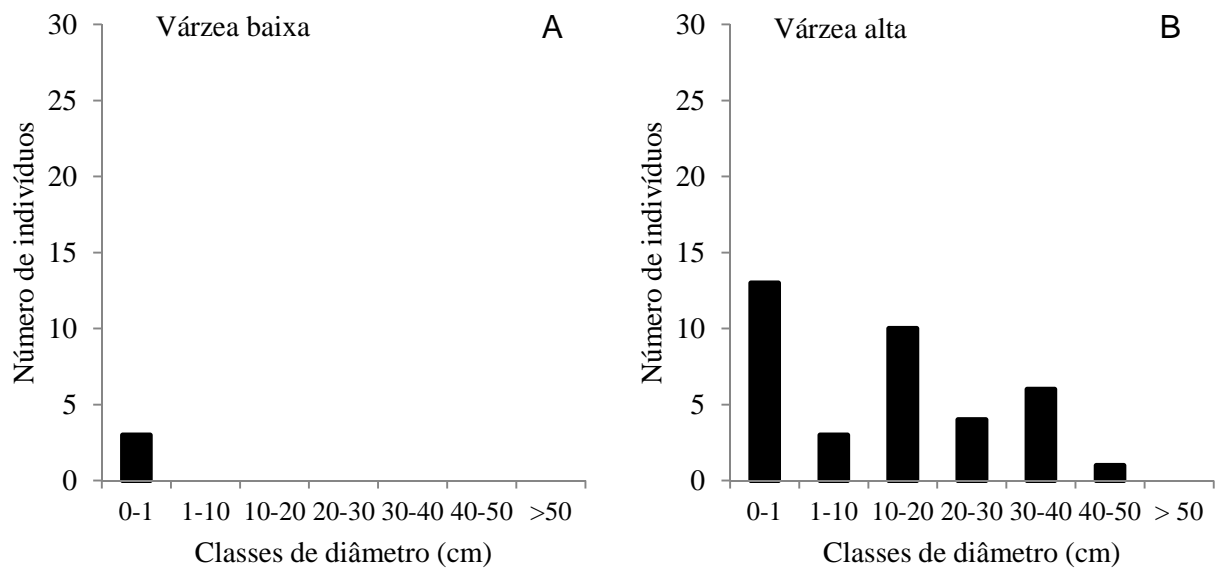
1179



1180 **Figura 1.** Relação entre a área foliar (m²) e o comprimento da folha (cm) ($n = 30$) de plântulas de (A) *Crataeva*
 1181 *benthamii* e (B) *Hura crepitans*.
 1182
 1183



1184 **Figura 2.** Distribuição do número de indivíduos por classe de diâmetro de *Crataeva benthamii* (A) na várzea
 1185 baixa e (B) na várzea alta.
 1186
 1187
 1188



1189 **Figura 3.** Distribuição do número de indivíduos por classe de diâmetro de *Hura crepitans* (A) na várzea baixa
1190 e (B) na várzea alta.

1191

1192

1193

1194

1195

1196

1197

1198

1199

1200

1201

1202

1203

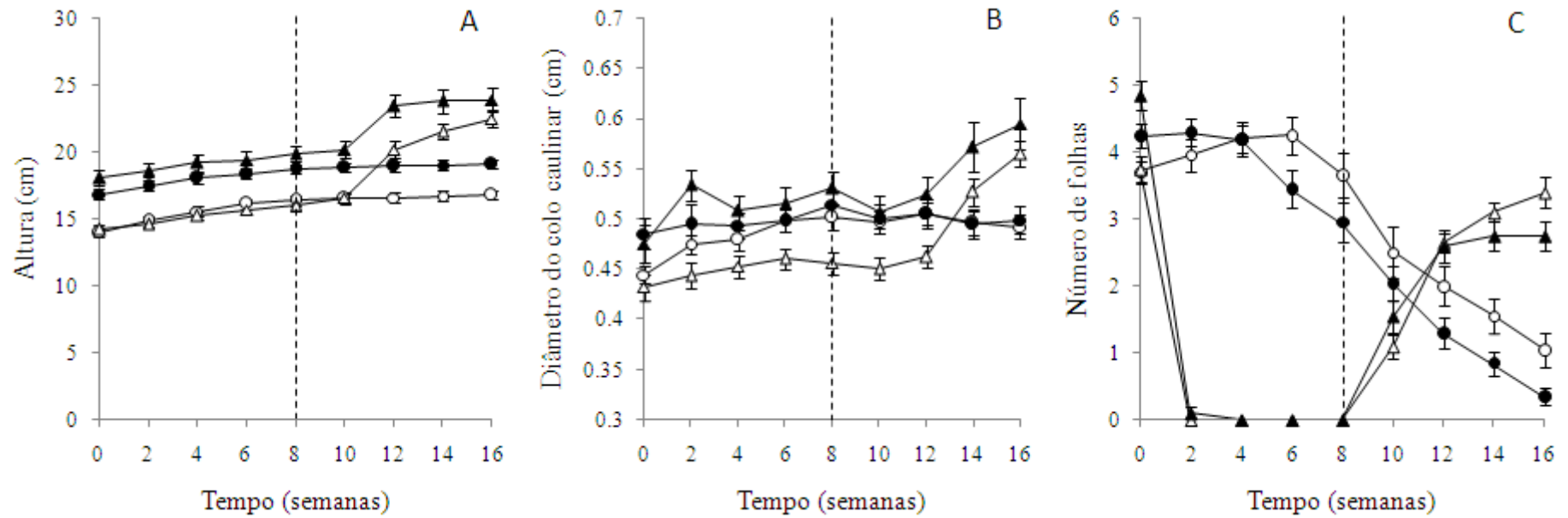
1204

1205

1206

1207

1208



1209

1210 **Figura 4.** Média com erro padrão ($n = 20$) (A) da altura, (B) do diâmetro do colo caulinar (DCC) e (C) do número de folhas de *Crataeva benthamii* ao longo de 16 semanas de
 1211 experimento em casa de vegetação. Os tratamentos são indicados por ○ não inundado, sem interação interespecífica (controle), ● não inundado, em interação interespecífica,
 1212 △ inundado, sem interação interespecífica e ▲ inundado, em interação interespecífica. A linha pontilhada indica o fim da inundação para as plântulas submetidas ao
 1213 tratamento inundado.

1214

1215

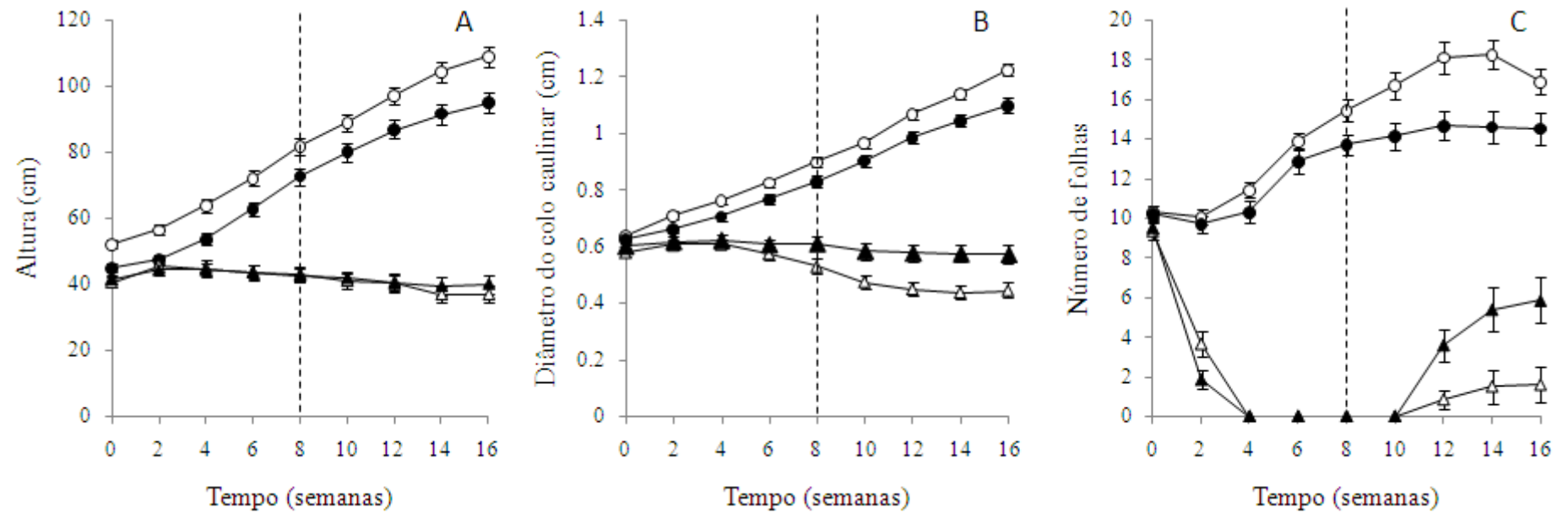
1216

1217

1218

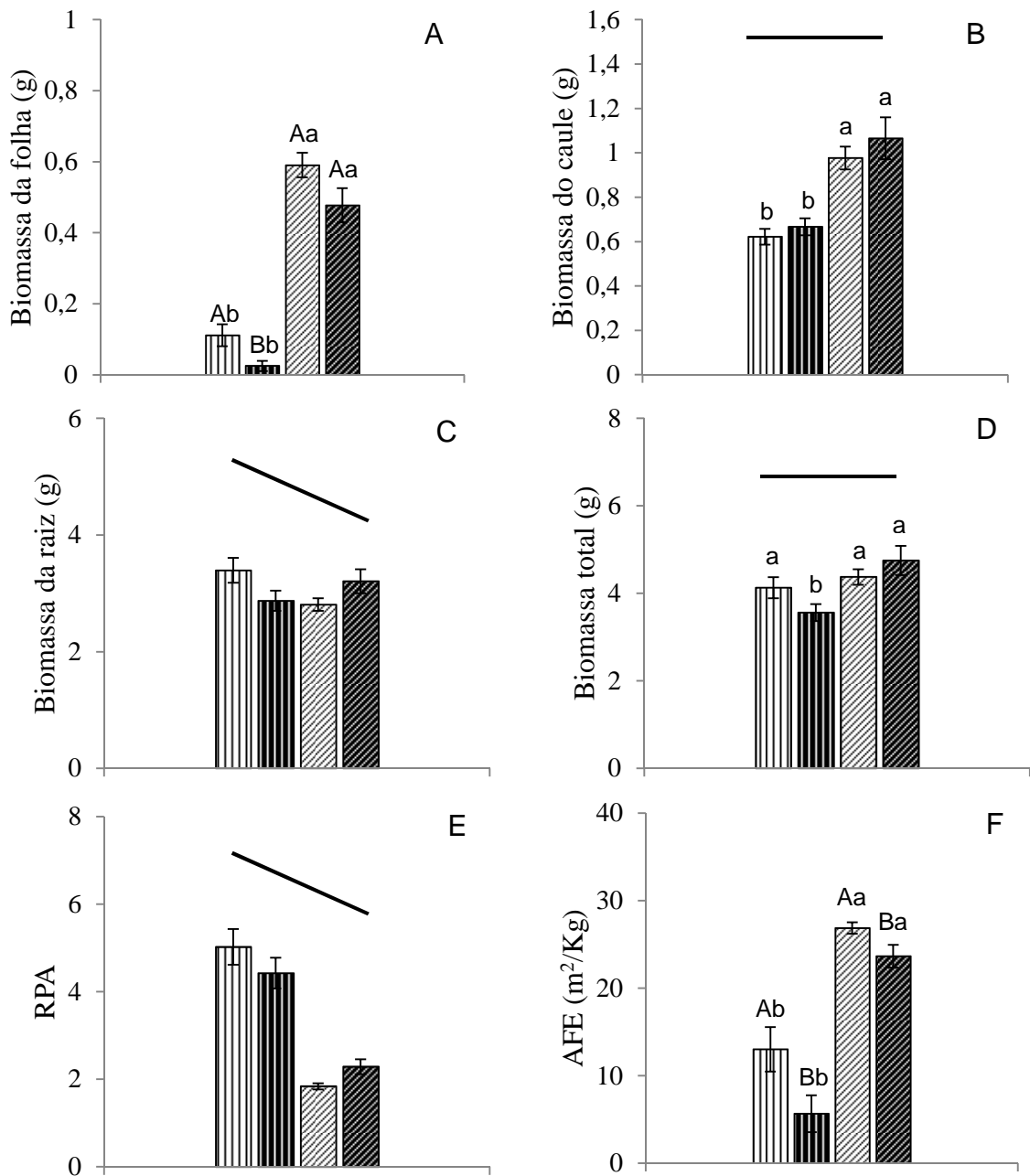
1219

1220



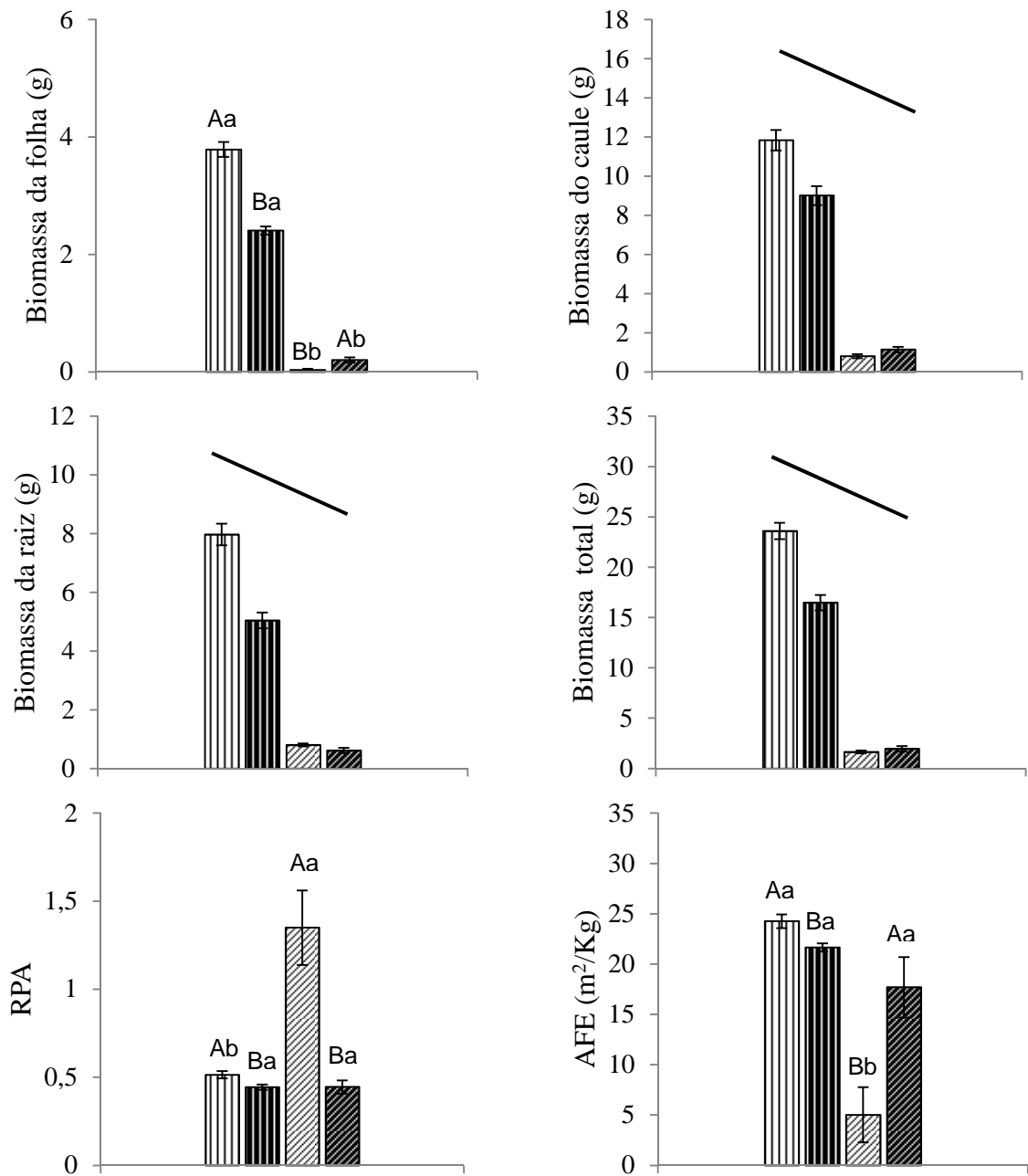
1221

1222 **Figura 5.** Média com erro padrão ($n = 20$) (A) da altura, (B) do diâmetro do colo caulinar (DCC) e (C) do número de folhas de *Hura crepitans* ao longo de 16 semanas de
 1223 experimento em casa de vegetação. Os tratamentos são indicados por ○ não inundado, sem interação interespecífica (controle), ● não inundado, em interação interespecífica,
 1224 △ inundado, sem interação interespecífica e ▲ inundado, em interação interespecífica. A linha pontilha indica o fim da inundação para as plântulas submetidas ao tratamento
 1225 inundado.



1226

1227 **Figura 6.** Média com erro padrão ($n = 20$) (A) da biomassa da folha, (B) do caule, (C) da raiz, (D) total, (E) da
 1228 razão raiz parte aérea (RPA) e da (F) área foliar específica (AFE) de *Crataeva benthamii* após 120 dias de
 1229 experimento em casa de vegetação. Barras com linhas na vertical indicam o tratamento não inundado; barras
 1230 com linhas na diagonal indicam o tratamento inundado; barras com fundos brancos indicam tratamento sem
 1231 interação interespecífica e as barras com fundos pretos indicam o tratamento interação interespecífica. Linhas na
 1232 diagonal representam efeito significativo da interação inundaç o e interação interespecífica; linhas na horizontal
 1233 indicam efeito significativo da inundaç o. Letras mai sculas diferentes entre si representam diferen as pelo teste
 1234 de Tukey $P < 0,05$ entre os tratamentos de intera o dentro de cada tratamento de inunda o. Letras min sculas
 1235 diferentes entre si representam diferen as pelo teste de Tukey $P < 0,05$ entre os tratamentos de inunda o
 1236 de cada tratamento de intera o.



1237

1238

1239

1240

1241

1242

1243

1244

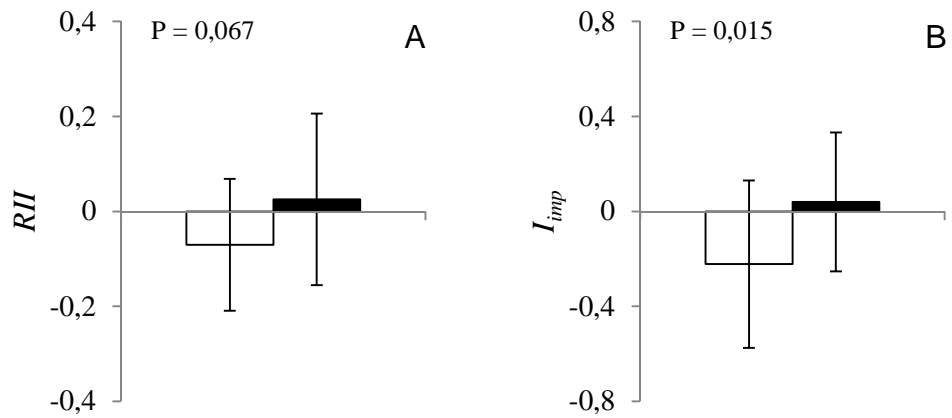
1245

1246

1247

Figura 7. Média com erro padrão ($n = 20$) (A) da biomassa da folha, (B) do caule, (C) da raiz, (D) total, (E) da razão raiz parte aérea (RPA) e da (F) área foliar específica (AFE) de *Hura crepitans* após 120 dias de experimento em casa de vegetação. Barras com linhas na vertical indicam o tratamento não inundado; barras com linhas na diagonal indicam o tratamento inundado; barras com fundos brancos indicam tratamento sem interação interespecífica e as barras com fundos pretos indicam o tratamento interação interespecífica. Linhas na diagonal representam efeito significativo da interação inundaç o e interação interespecífica; linhas na horizontal indicam efeito significativo apenas da inundaç o. Letras maiúsculas diferentes entre si representam diferenças pelo teste de Tukey $P < 0,05$ entre os tratamentos de interação dentro de cada tratamento de inundaç o. Letras minúsculas diferentes entre si representam diferenças pelo teste de Tukey $P < 0,05$ entre os tratamentos de inundaç o dentro de cada tratamento de interação.

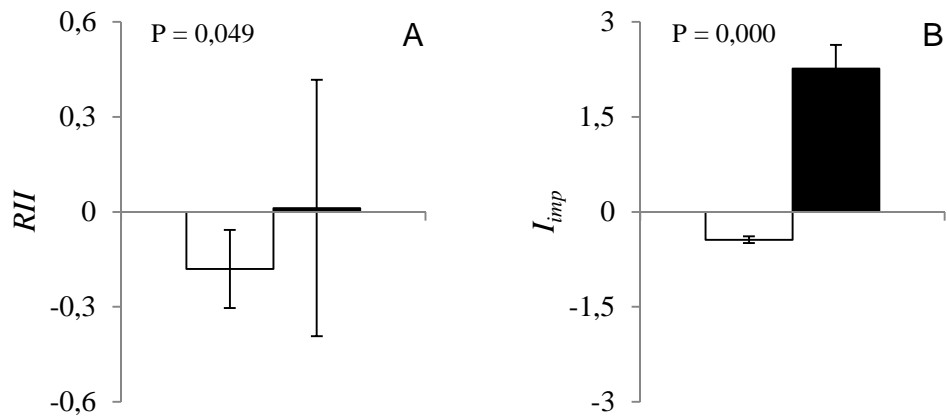
1248
1249
1250
1251
1252
1253
1254
1255
1256
1257



1258 **Figura 8.** Média com desvio-padrão ($n = 20$) (A) do Índice de Interação Relativa (*RII*, Armas *et al.* 2004) e (B)
1259 do Índice de Importância (I_{imp} , Seifan *et al.* 2010) com base na biomassa total de plântulas de *Crataeva*
1260 *benthamii* submetidas aos tratamentos não inundado (barras brancas) e inundado (barras pretas). Valores positivos indicam
1261 facilitação e valores negativos indicam competição.

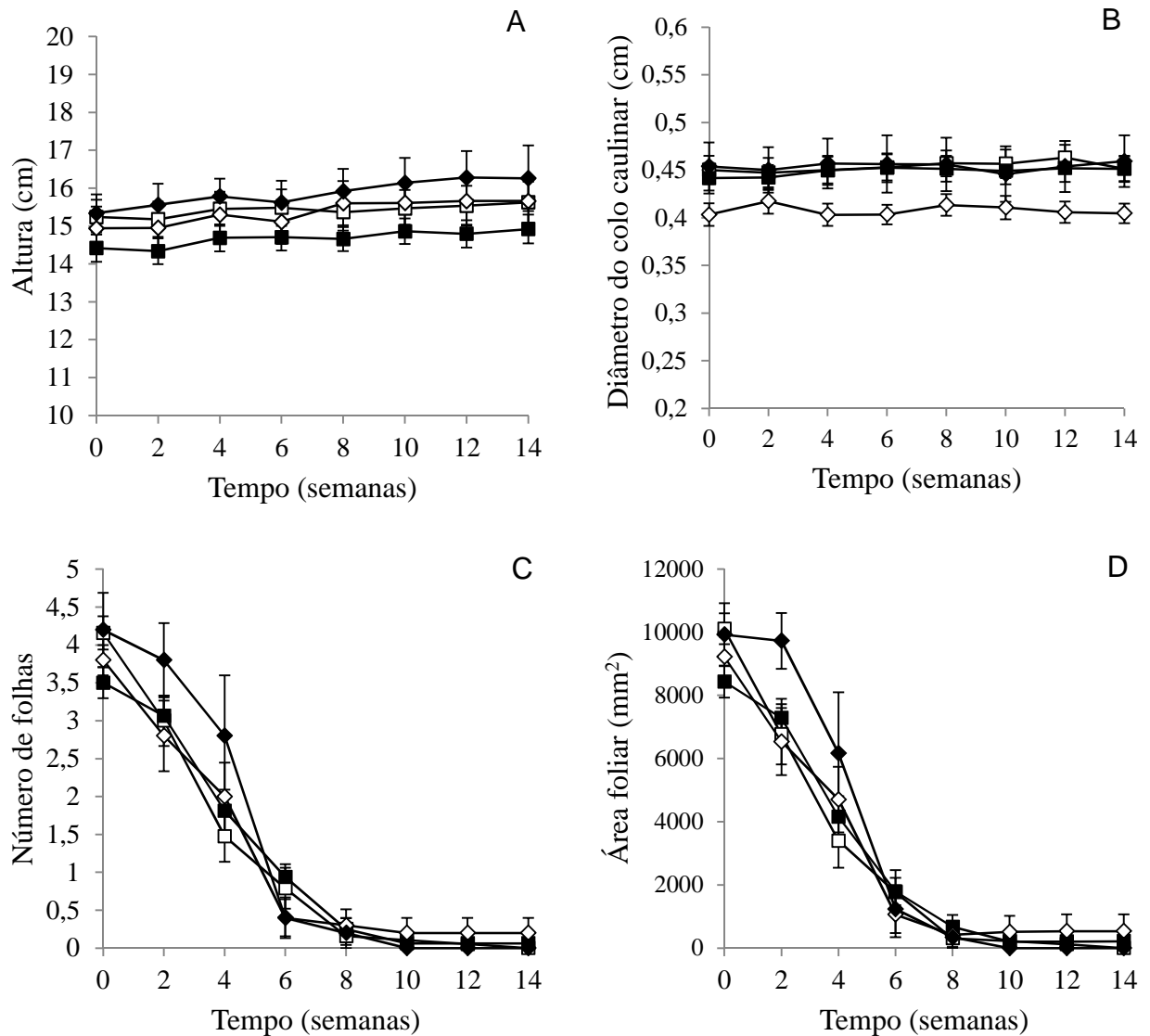
1262
1263
1264

1265
1266
1267
1268
1269
1270
1271
1272
1273
1274



1275 **Figura 9.** Média com desvio-padrão ($n = 20$) (A) do Índice de Interação Relativa (*RII*, Armas *et al.* 2004) e (B)
1276 do Índice de Importância (I_{imp} , Seifan *et al.* 2010) com base na biomassa total de plântulas de *Hura crepitans*
1277 submetidas aos tratamentos não inundado (barras brancas) e inundado (barras pretas). Valores positivos indicam
1278 facilitação e valores negativos indicam competição.

1279
1280
1281
1282
1283
1284
1285



1286 **Figura 10.** Média com erro padrão (A) da altura, (B) do diâmetro do colo caulinar (DCC), (C) do número de
 1287 folhas e (D) da área foliar de *Crataeva benthamii* ao longo de 14 semanas de experimento em campo. Os
 1288 tratamentos são indicados por □ várzea baixa, sem interação interespecífica ($n = 19$), ■ várzea baixa, em
 1289 interação interespecífica ($n = 16$), ◇ várzea alta, sem interação interespecífica (controle) ($n = 10$) e ◆ várzea alta,
 1290 em interação interespecífica ($n = 5$).

1291

1292

1293

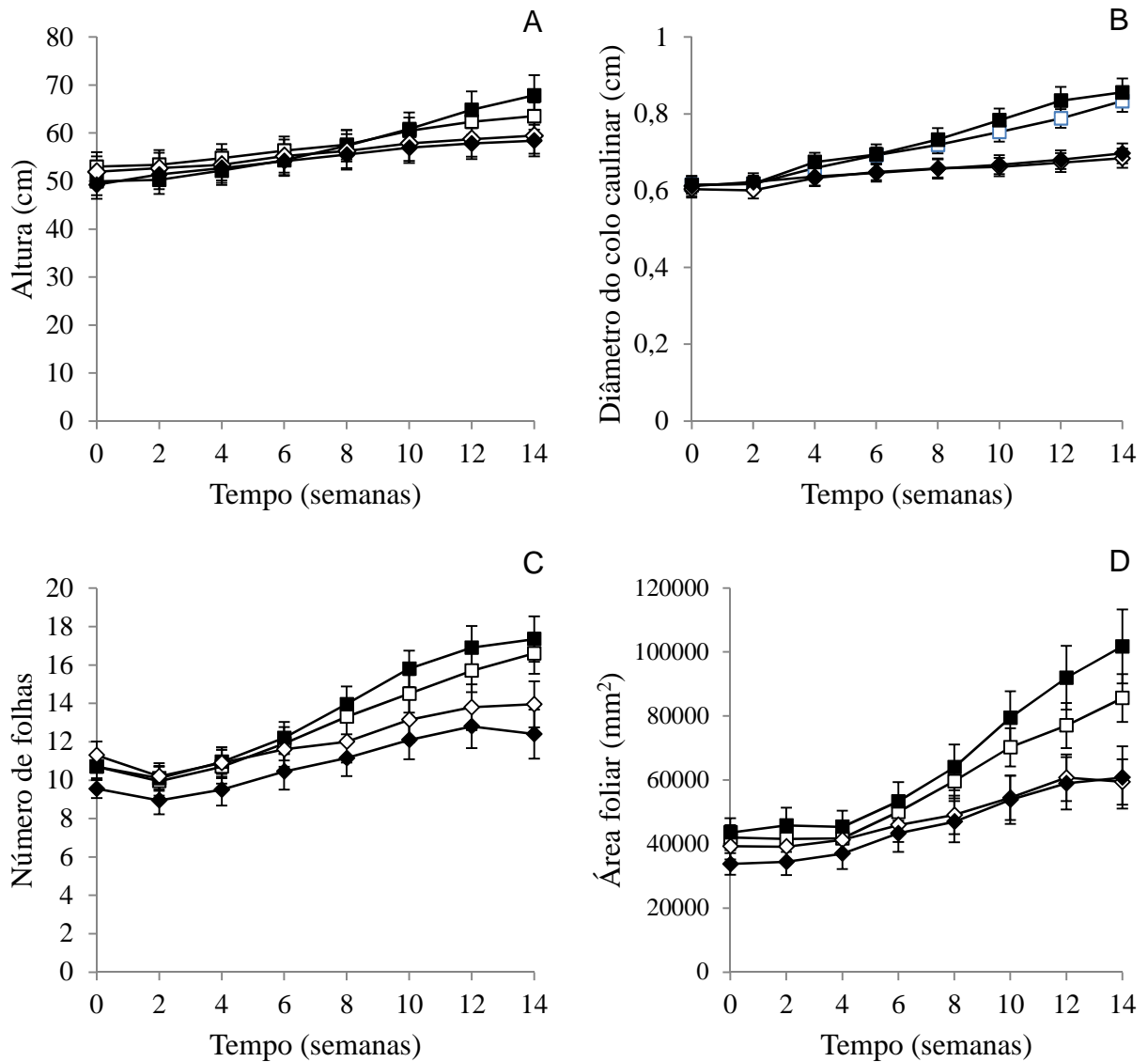
1294

1295

1296

1297

1298



1299 **Figura 11.** Média com erro padrão ($n = 20$) (A) da altura, (B) do diâmetro do colo caulinar (DCC), (C) do
 1300 número de folhas e (D) da área foliar de *Hura crepitans* ao longo de 14 semanas de experimento em campo. Os
 1301 tratamentos são indicados por □ várzea baixa, sem interação interespecífica (controle), ■ várzea baixa, em
 1302 interação interespecífica, ◇ várzea alta, sem interação interespecífica e ◆ várzea alta, em interação
 1303 interespecífica.

1304

1305

1306

1307

SÍNTESE

Juntamente com trabalhos com outras espécies arbóreas nas áreas alagáveis, os resultados deste estudo levam a crer que diferenças na biometria e no teor de reservas das sementes, como também nas estratégias germinativas entre espécies arbóreas dos diferentes tipos florestais da várzea amazônica caracterizam um padrão comum nas nessas florestas. Apesar do eventual peso de atributos intrínsecos das espécies, que não foram avaliados neste estudo, esses resultados, possivelmente, estão refletindo o tipo de floresta de várzea que as espécies ocupam, explicando suas distribuições naturais.

A distribuição de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* na várzea do Lago do Janauari sugere que o estabelecimento inicial das plântulas de ambas as espécies pode ocorrer nos dois tipos florestais, várzea baixa e várzea alta, indicando a existência de outros mecanismos determinando a ocorrência preferencial de *Crataeva benthamii* na várzea baixa e de *Hura crepitans* na várzea alta.

Para espécies altamente adaptadas como *Crataeva benthamii*, o processo de inundação pode até funcionar como um gatilho para aumentar o crescimento e a incorporação em biomassa das plântulas. Já para espécies pouco tolerantes a inundação como *Hura crepitans*, a inundação limita drasticamente o crescimento e a incorporação em biomassa, comprometendo o retorno das plântulas às suas condições alométricas normais, mesmo com o fim da inundação.

Uma vez que potencialmente as espécies podem se encontrar no nível de plântula em seu ambiente natural, provavelmente a interação interespecífica também exerça influência sobre o crescimento e a incorporação em biomassa. Ambas as espécies parecem prejudicar o crescimento e a alocação em biomassa da outra, sustentando a *hipótese do ponto-do-não-retorno*, em que a competição pode estar atuando limitando a ocorrência das espécies da várzea baixa nas florestas de várzea alta.

Aparentemente diante da inundação ambas as espécies se beneficiam no crescimento e a incorporação em biomassa da presença da outra. No entanto as respotas das plântulas de *Crataeva benthamii* não são tão claras. Por isso, acreditamos que outros estudos são necessários para que haja maior congruência nos resultados entre os parâmetros medidos. Esse resultado é corroborado pela análise dos valores para os *IRR* e o *I_{imp}*. Em *Crataeva benthamii*, apesar de ter sido encontrada uma tendência negativa quando não inundada,

caracterizando competição, e uma tendência positiva quando inundada, caracterizando facilitação, os valores não diferiram de zero. Apesar de ter ocorrido isso também para o *IRR* de *Hura crepitans*, o I_{imp} mostrou ser negativo e diferente de zero para plântulas não inundadas, e, positivo e diferente de zero para plântulas inundadas. Dessa forma, diante da inundação, as plântulas de *Hura crepitans*, espécie menos tolerante a inundação, foram beneficiadas (facilitação) pela presença de *Crataeva benthamii*, enquanto que na ausência da inundação uma relação de competição foi estabelecida. Esses resultados são compatíveis com a *hipótese do gradiente de estresse*, em que interações planta-planta podem mudar de competição para facilitação ao longo de um gradiente de estresse. No presente estudo, este gradiente é representado pelos dois extremos de níveis de inundação (várzea baixa e várzea alta) ao longo da planície alagável.

No entanto, em campo não encontramos efeitos da interação interespecífica sobre o crescimento das espécies. Assim os insights em casa de vegetação e em campo não são similares. Por outro lado, plântulas de *Crataeva benthamii* foram altamente predadas principalmente na floresta de várzea alta, enquanto que nenhuma plântula de *Hura crepitans* sofreu injúrias causadas por herbívoros que comprometessem a sobrevivência dos indivíduos. Acreditamos que outros fatores, como a herbivoria parecem determinar também a colonização das espécies nas florestas de várzea alta. Para isso, estudos que realmente dimensionem os efeitos da herbivoria sobre o estabelecimento das espécies nos dois tipos florestais da várzea são necessários.

O presente estudo mostrou evidências que sustentam a *hipótese do ponto do não retorno*, mas abrem pressupostos para acreditar que a inundação e a competição não atuam sozinhas determinando a colonização das espécies arbóreas nas florestas de várzea. Nossos resultados corroboram também a *hipótese do gradiente de estresse*, uma vez que diante do estresse físico, neste caso representado pela inundação, a presença da espécie mais tolerante ao estresse, *Crataeva benthamii*, beneficiou a espécie mais competitiva, *Hura crepitans*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 3: 165-184.

Ackerly, D.D.; Knight, C.A.; Weiss, S.B.; Barton, K.; Starmer, K.P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130: 449-457.

Albrecht, G.; Wiedenroth, E.M. 1994. Protection against activated oxygen following re-aeration of hypoxically pretreated wheat roots. The response of the glutathione system. *Journal of Experimental Botany*, 45: 449-455.

Armas, C.; Ordiales, R.; Pugnaire, F.I. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85: 2682–2686.

Armas, C.; Rodríguez-Echeverría, S.; Pugnaire, F.I. 2011. A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 22: 818–827.

Assis, R.L. 2008. *Composição florística e estrutura da regeneração arbórea de florestas de várzea alta e várzea baixa na RDS Mamirauá, Amazônia*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 86 pp.

Ayres, J.M.C. 1993. *As matas de várzea do Mamirauá*. Sociedade Civil de Mamirauá, Brasília, DF, Brasil. 123 pp.

Bertness, M.D. 1991. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh. *Ecology*, 72: 125-137.

Bertness, M.D. 1992. The ecology of a New England salt marsh. *American Scientist*, 80: 260-268.

- Bertness, M.D.; Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 191-193.
- Bewley, J.D.; Black, M. 1994. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York, NY. 445 pp.
- Bielesk, R.L.; Turner, N.A. 1966. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin layer electrophoresis and chromatography. *Analytical Chemistry*, 17: 278-282.
- Blom, C.W.P.M.; Voeselek, L.A.C.J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. *Tree*, 11: 290-295.
- Blom, C.W.P.M.; Voeselek, L.A.C.J.; Banga, M.; Engelaar, W.M.H.G.; Rijnders, J.H.G.M.; Van De Steeg, H.M.; Visser, J.W. 1994. Physiological ecology of Riverside species: adaptive responses of plants to submergence. *Annals of Botany*, 74: 253-263.
- Borghetti, F.; Ferreira, A.G. 2004. Interpretação de resultados de germinação, p. 209-224. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (Orgs.). *Germinação. Do básico ao aplicado*. Artmed, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.
- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248-254.
- Brondani, F.M.M. 2006. *Atividade carrapaticida do látex da planta Hura crepitans L. e do extrato etanólico da planta Rinorea pubiflora (Benth.) Sprague & Sandwith em larvas de Boophilus microplus e Rhipicephalus sanguineus*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Rondônia, Rondônia. 72 pp.
- Brooker, R.; Kikvidze, Z.; Pugnaire, F. I.; Callaway, R. M.; Choler, P.; Lortie, C. J.; Michalet, R. 2005. The importance of importance. *Oikos*, 109: 63-70.

Brooker, R.W.; Maester, F.T.; Callaway, R.M.; Lortie, C.L.; Cavieres, L.A.;Kunstler, G.; Liancourt,P.; Tielbörger, K.; Travis, J.M.J.; Anthelme, F.; Armas, C.; Coll, L.; Corcket, E.; Delzon, S.; Forey, E.; Kikvidze, Z.; Olofsson, J.; Pugnaire, F.; Quiroz, C.L.; Saccone, P.; Schiffers, K.; Seifan, M.; Touzard, B.; Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96:18-34.

Bruno, J.F.; Stachowicz, J.J.; Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 119-125.

Buckeridge, M. S.; Aidar, M.P.M.; Santos, H.P.; Tiné, M.A.S. 2004. Acúmulo de reservas, p. 31-50. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (Orgs.). *Germinação. Do básico ao aplicado*. Artmed, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

Buckeridge, M.S.; Santos, P.H.; Tiné, M.A.S. 2000. Mobilisation of storage cell wall polysacharides in seeds. *Plant Physiology Biochemistry*, 38: 141-156.

Callaway, R. M; Brooker, R.W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Lortie, C.J.; Michalet, R.; Paolini, L.; Pugnaire, F.I.; Newingham, B.; Aschehoug, E.T.; Armas, C.; Kikodze, D.; Cook, B. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417: 844- 848.

Callaway, R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualisticcontinuum concept. *Oecologia*, 112: 143-149.

Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53: 209-234.

Coley, P.D.; Bryant, J.P.; Chapin, S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230: 895-899.

Conserva, A.S. 2007. *Germinação de sementes, emergência e recrutamento de plântulas de dez espécies arbóreas das várzeas da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã e*

Mamirauá, Amazônia Central. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas, 147 pp.

Cornelissen; J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.E.; Reich, P.B.; ter Steege, H.; Morgan, H.D.; van der Heijden, M.G.A.; Pausas, J.G.; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335–380.

Crawford, R.M.M.; Walton, J.C. & Wollenweber-Ratzer, B. 1994. Similarities between post-ischaemic injury to animal tissues and post-anoxic injury in plants. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section Biological Sciences*, 102: 325-332.

Crawford, R.M.M.; Wollenweber-Ratzer, B. 1992. Influence of L-ascorbic acid on post-anoxic growth and survival of chickpea seedlings (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Experimental Botany*, 43:703-708.

Curtis, J.T.; McIntosh, R.P. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, 31: 434-455.

Dalling, J.W.; Hubbell, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, 90: 557-568.

Ferreira, C.S.; Piedade, M.T.F.; Tiné, M.A.S.; Rossatto, D.R.; Parolin, P.; Buckeridge, M.S. 2009. The role of carbohydrates in seed germination and seedling establishment of *Himatanthus sucuuba*, an Amazonian tree with populations adapted to flooded and non-flooded conditions. *Annals of Botany*, 104: 1111–1119.

Fonseca, C.R.; Overton, J.M.; Collins, B.; Westoby, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorous gradients. *Journal of Ecology*, 88:964–977.

Gaudet, C.L.; Keddy, P.A. 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 334: 242-243.

Graham, I.A. 2008. Seed Storage Oil Mobilization. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 115–42.

Hacker, S.D.; Bertness, M.D. 1999. Experimental evidence for factors maintaining plant species diversity in a New England salt marsh. *Ecology*, 80: 2064-2073.

Heydecker, W. 1973. Glossary of terms, p. 553-557. In: Heydecker, W. (Ed.). *Seed ecology*. Butterworths, Londres.

Hoffmann, W.A.; Franco, A.C.; Moreira, M.Z.; Haridasan, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19: 932-940.

Howlett, B.E.; Davidson, D.W. 2003. Effects of seed availability, site conditions, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 184: 369-383.

Jackson, M.B.; Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1: 274-287.

Jones, H.G. 1992. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, New York. 428 pp.

Ju-Hong, W.; Guo-Zhen, D.; Xian-Liang, C.; Xiu-Fang, Z.; Wei, Q. 2009. Germination characteristics of 61 common woody species from the eastern qinghai-tibet plateau of china and their life history correlates. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33: 171-179.

Jung, V.; Mony, C.; Hoffmann, L.; Muller, S. 2009. Impact of competition on plant performances along a flooding gradient: a multi-species experiment. *Journal of Vegetation Science*, 20: 433-441.

Junk, W.J. 1980. Áreas inundáveis: um desafio para limnologia. *Acta Amazonica*, 10: 775-795.

Junk, W.J. 1983. As águas da região Amazônica, p. 54-55. In: Salati, E.; Junk, J.W.; Schubart, H.O.R.; Oliveira, A.E. (Eds.). *Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia*. Editora Brasiliense, São Paulo, São Paulo.

Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science*, 106: 110-127.

Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Parolin, P.; Wittmann, F.; Schöngart, J. 2010. Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management of Central Amazonian Floodplain Forests: A Synthesis, p. 511-540. In: Junk, W.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (Org.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Ecological Studies, Springer Verlag, Heidelberg.

Kidson, R.; Westoby, M. 2000. Seed mass and seedling dimension in relation to seedling establishment. *Oecologia*. 125: 11-17.

Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98: 419-428.

Kitajima, K. 1999. Seed and Seedling Ecology, p. 549-580. In: Pugnaire, F.; Valladares, F.; (Eds.). *Functional plant ecology*. Taylor & Francis Group, New York City, New York.

Kozlowski, T.I. 1984. Plant responses to flooding of soil. *BioScience*, 34: 162-166.

Kozlowski, T.T.; Kramer, P.J.; Pallardy, S.G. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press. San Diego, CA, USA. 657 pp.

Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution*, 162: 285-304.

Kubitzki, K.; Ziburski, A. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica*, 26: 30-43.

Labouriau, L.G. 1983. *A germinação das sementes*. Organização dos Estados Americanos, Washington, USA. 170 pp.

Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. RiMa Artes e Textos, São Carlos, SP, Brasil. 531 pp.

Leishman, M.R.; Wright, I.J.; Moles, A.T.; Westoby, M. 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size, p. 31-58. In: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2^a ed., CAB International.

Lenssen, J.P.M.; Van de Steeg, H.M.; Source, H.K. 2004. Does disturbance favour weak competitors? Mechanisms of changing plant abundance after flooding. *Journal of Vegetation Science*, 15: 305-314.

Liancourt, P.; Callaway, R.M.; Michalet, R. 2005. Stress tolerance and competitive- response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86: 1611-1618.

Lieberman, D.; Lieberman, M.; Hartshorn, G.; Peralta, R. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1: 97-109.

Liu, F.; Stützel, H. 2002. Leaf expansion, stomatal conductance, and transpiration of vegetable amaranth (*Amaranthus* sp.) in response to soil drying. *Scientia Horticulturae*, 127: 878-883.

Luo, W.; Xie, Y.; Chen, X.; Li, F.; Qin, X. 2010. Competition and facilitation in three marsh plants in response to a water-level gradient. *Wetlands*, 30: 525-530.

MacArthur, R.H. 1972. The machinery of competition and predation, p. 21-56. In: MacArthur, R.H. *Geographical ecology. patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Maguire, J.D. 1962. Speed of germination - aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science*, 1: 176-177.

Malkinson, D.; Tielbörger, K. 2010. What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos*, 119: 1546-1552.

Marenco, R.A.; Lopes, N.F. 2009. *Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. Editora UFV, Viçosa, MG, Brasil. 486 pp.

Melo, F.P.L.; Neto, A.V.A.; Simabukuro, E.A.; Tabarelli, M. 2004. Recrutamento e estabelecimento de plântulas, p. 237-250. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (Orgs.). *Germinação. Do básico ao aplicado*. Artmed, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

Mexal, J.G.; Landis T.D. 1990. Target Seedling Concepts: Height and Diameter, p. 13-17. In: Rose, R.; Campbell, S.J.; Landis, T.D. (Eds.). *Target Seedling Symposium*. Proceedings, Western Forest Nursery Association, Roseburg, OR.

Mooney, H.A. & Dunn, E.L. 1970. Photosynthetic systems of mediterranean- climate shrubs and trees of California and Chile. *American Naturalist*, 104: 447-453.

Ng, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees, p. 129-162. In: Tomlinson, P.B., Zimmermann, M.H. (Eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, MA.

Niinemets, N. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82: 453-469.

Norden, N.; Daws, M.I.; Antoine, C.; Gonzalez, M.A.; Garwood, N.C.; Chave, J. 2008. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23: 203-210.

Oliveira Wittmann, A.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. 2007. Patterns of structure and seedling diversity along a flooding and successional gradient in amazonian floodplain forests. *Pesquisas botânica*, 58: 119-138.

Parolin, P. 2000. Seed mass in Amazonian floodplain forests with contrasting nutrient supplies. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 417– 428.

Parolin, P. 2001a. Seed germination and early establishment in 12 tree species from nutrient rich and nutrient poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, 70: 89–103.

Parolin, P. 2001b. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128:326–335.

Parolin, P. 2002a. Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environmental and Experimental Botany*, 48: 177–186.

Parolin, P. 2002b. Seasonal changes of specific leaf mass and leaf size in trees of Amazonian floodplains. *Phyton*, 42: 169–186.

Parolin, P.; Ferreira, L.V.; Junk, W.J. 2003. Germination characteristics and establishment of trees from central Amazonian floodplains. *Tropical Ecology*, 44: 157-169.

Parolin, P.; Oliveira, A.C.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Junk, W.J. 2002. Pioneer trees in amazonian floodplains: three key species form monospecific stands in different habitats. *Folia Geobotanica*, 37: 225-238.

Parolin, P.; Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; Kesselmeier, J.; Kleiss, B.; Schmidt, W.; Piedade, M.T.F.; Junk, W.J. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. *Botanical Review*, 70: 357-380.

Passos, L.P. 1996. *Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal*. Embrapa, Coronel Pacheco, Minas Gerais, Brasil. 223 pp.

Pezeshki, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil floodin. *Environmental and Experimental Botany*, 46: 299-312.

Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary ecology*. Harper Collins College Publishers, New York, NY. 486 pp.

Piedade, M.T.F.; Ferreira, C.S.; Oliveira Wittmann, A.; Buckeridge, M.S.; Parolin, P. 2010. Biochemistry of Amazonian Floodplain Trees, p. 123-134. In: Junk, W.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (Org.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Ecological Studies, Springer Verlag, Heidelberg.

Piedade, M.T.F.; Parolin, P.; Junk, W.J. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black- water floodplains. *Revista de Biologia Tropical*, 54: 1171-1178.

Ponnamperuma, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy*, 24: 29-95.

Ponnamperuma, F.N. 1984. Effects of flooding on soils, p. 9-45. In: Kozlowski, T.T. (Ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, Florida.

Poorter, L.; Wright, S.J.; Paz, H.; Ackerly, D.D.; Condit, R.; Ibarra-Manríquez, G.; Harms, K.E.; Licona, J.C.; Martínez-Ramos, M.; Mazer, S.J.; Muller-Landau, H.C.; Peña-Claros, M.; Webb, C.O.; Wright, I.J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89: 1908–1920.

Pugnaire, F.I.; Luque, M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93: 42-49.

Reich, P.B.; Walters, M.B.; Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62: 365-392.

Rojas, S.S.; Lima, A.S.; Guilhon, F.S.; Pereira, M.M. 2010. Investigação de fitoconstituintes presentes no látex das espécies amazônicas *Ficus maxima* Miller e *Hura crepitans* L. In: *Anais da 62ª Reunião da SBPC*. Manaus 2010. SBPC, Manaus, AM.

Schöngart, J. 2003. Dendrochronologische Untersuchungen in Überschwemmungswäldern der várzea Zentralamazoniens. *Göttinger beiträge zur land- und forstwirtschaft in den tropen und subtropen*, 149: 1–257.

Schöngart, J.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Ayres, J.M.; Huttermann, A.; Worbes, M. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño -Southern Oscillation effect. *Global Change Biology*, 10: 683–692.

Schöngart, J.; Queiroz, H. 2010. Traditional Timber Harvesting in the Central Amazonian Floodplain Forests, p. 419-436. In: Junk, W.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Org.). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Ecological Studies, Springer Verlag, Heidelberg.

Seifan, M.; Seifan, T.; Ariza, C.; Tielbörger, K. 2010. Facilitating an importance index. *Journal of Ecology*, 98: 356–361.

Soliveres, S.; Eldridge, D.J.; Maestre, F.T.; Bowker, M.A.; Tighe, M.; Escudero, A. 2011. Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13: 247–258.

Titlyanova, A.A.; Romanova, I.P.; Kosykh, N.P.; Mironycheva-Tokareva, N.P. 1999. Pattern and process in above-ground and below-ground components of grassland ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 10: 307-320.

Van Toai, T.T.; Bolles, C.S. 1991. Postanoxic injury in soybean (*Glycine max*) seedlings. *Plant Physiology*, 97:588-592.

Violle, C.; Navas, M-L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.

Westoby, M.; Jurado, E.; Leishmann, M. 1992. Comparative Evolutionary Ecology of seed size. *Trends in Ecology & Evolution*, 7: 368-372.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and two major groups of forest tree species. *Ecology*, 70; 536-538.

Wittmann, F.; Anhuf, D.; Junk, W.J. 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 805-820.

Wittmann, F.; Junk, W.J. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography*, 30: 1533-1544.

Wittmann, F.; Schöngart, J.; De Brito, J.M.; Oliveira Wittmann, A.; Piedade, M.T.F.; Parolin, P.; Junk, W.J.; Guillaumet, J.L. 2010b. *Manual de árvores da várzea da Amazônia Central: taxonomia, ecologia e uso*. Editora INPA, Manaus, Amazonas, Brasil. 286 pp.

Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W.J. 2010a. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of Central Amazonian floodplain forests, p. 61-102. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P. (Eds). *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer Dordrecht Heidelberg London, New York City, New York.

Wittmann, F.; Schöngart, J.; Montero, J.C.; Motzer, T.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Queiroz, H.L.; Worbes, M. 2006a. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 33:1334-1347.

Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P.; Worbes, M.; Piedade, M.T.F.; Junk, W. 2006b. Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding. *Lawa Journal*, 27: 255-268.

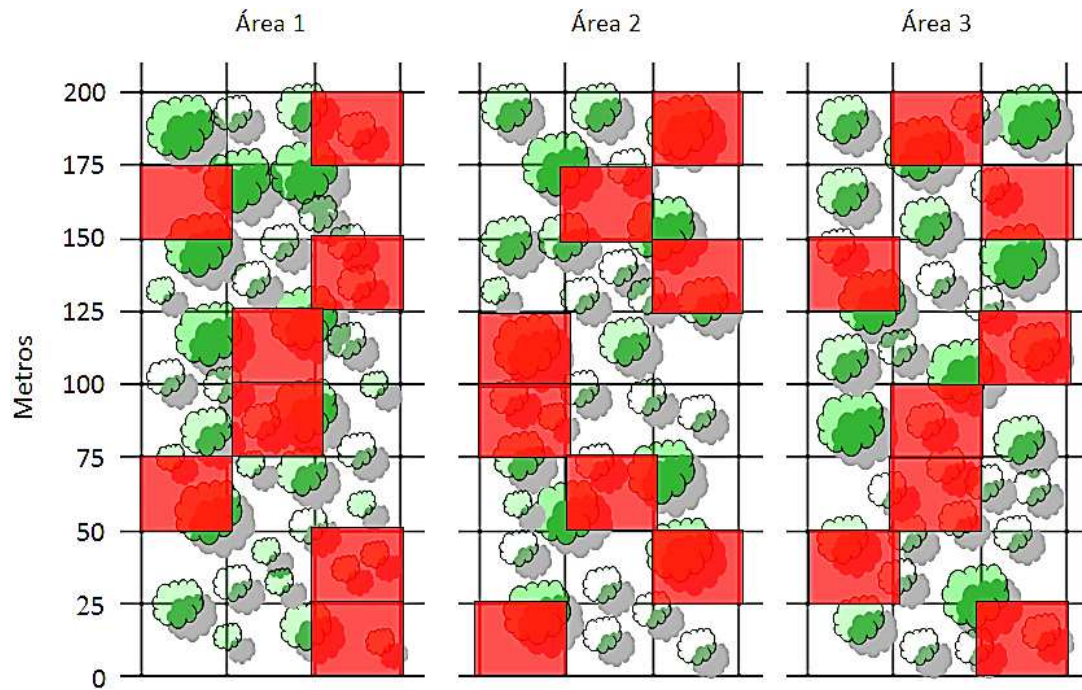
Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. p. 223-265. In: Junk, W. (Ed.). *The central Amazon floodplain: Ecology of a pulsating system*. Ecological Studies, Berlin.

Worbes, M.; Klinge, H.; Revilla, J.D.; Martius, C. 1992. On dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forest in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 3: 553 – 564.

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

Yang, M.F.; Liu, Y.J.; Liu, Y.; Chen, H.; Chen, F.; Shen, S.H. 2009. Proteomic Analysis of Oil Mobilization in Seed Germination and Postgermination Development of *Jatropha curcas*. *Journal of Proteome Reserach*, 8: 1441-1451.

APÊNDICE A – Esquema do delineamento amostral para o levantamento demográfico de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em campo. Os quadrados vermelhos são representações das parcelas de 25 x 25 m (625 m^2) que foram sorteadas.



APÊNDICE B – Experimento em casa de vegetação. Plântulas de *Crataeva benthamii* sem interação interespecífica (Acima à esquerda). Plântulas de *Hura crepitans* sem interação interespecífica (Acima à direita). Plântulas de *Crataeva benthamii* e *Hura crepitans* em interação (Abaixo à esquerda). Tanques utilizados no tratamento inundado (Abaixo à direita).



APÊNDICE C – Plântulas de *Hura crepitans* após o término da inundação no experimento em casa de vegetação. Em detalhe, o apodrecimento do meristema apical do caule.




Apêndice D – Experimento em campo. Experimento na várzea baixa (Acima). Experimento na várzea alta (Abaixo).




APÊNDICE E – Indivíduos de *Crataeva benthamii* em campo com folha, meristema apical e caule predados.



APÊNDICE F – Ata da Aula de Qualificação.



PG-ECO-INPA
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



INPA
INSTITUTO NACIONAL DE
PESQUISAS DA AMAZÔNIA

AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER

Aluno(a): NAARA FERREIRA DA SILVA
 Curso: ECOLOGIA
 Nível: MESTRADO
 Orientador(a): MARIA TERESA FERNANDEZ PIEDADE

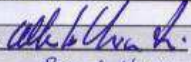
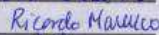
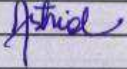
Titulo

“Mecanismos que limitam a distribuição de Crataeva benthamii (Capparideae) e Hura crepitans (Euphorbiaceae) em uma floresta de várzea da Amazônia Central”.

BANCA JULGADORA:

TITULARES:
 Alberto Vicentini (INPA)
 Ricardo Marengo (INPA)
 Astrid Wittmann (SECT)

SUPLENTES:
 José Luis Camargo (INPA)
 Noemia K. Ishikawa (INPA)

	PARECER	ASSINATURA	
Alberto Vicentini (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado	
Ricardo Marengo (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado	
Astrid Wittmann (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado	
José L. Camargo (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado	_____
Noemia K. Ishikawa (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado	<input type="checkbox"/> Reprovado	_____

Manaus(AM), 29 de março de 2011

OBS: FAVOR RELACIONAR A METODOLOGIA PROPOSTA COM AS PERGUNTA, DEIXANDO
EXPLÍCITA MÚLTIPAS QUESTÕES QUE PODIAM TER SIDO FEZLHOZ RELACIONADAS
6 ESCALADOURAS.

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA INPA
 PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA PPG-ECO/INPA
 Av. Efigênio Sales, 2239 – Bairro: Aleixo – Caixa Postal: 478 – CEP: 69.011-970, Manaus/AM.
 Fone: (+55) 92 3643-1909
 site: <http://pg.inpa.gov.br>

Fax: (+55) 92 3643-1909
 e-mail: pgeco@inpa.gov.br

APÊNDICE G – Ficha de Avaliação da Dissertação por Cristina Armas Kulik.



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Graduate Program in Ecology



Referee evaluation sheet for MSc thesis

Title: **Mechanisms limiting the distribution of *Crataeva benthamii* Eichler (Capparideae) and *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) in a Central Amazonian várzea forest**

Candidate: **NAARA FERREIRA DA SILVA**

Supervisor: **Maria Teresa F. Piedade**

Co-supervisor: -----

Examiner: Cristina Armas Kulik

Please check one alternative for each of the following evaluation items, and check one alternative in the box below as your final evaluation decision.

	Excellent	Good	Satisfactory	Needs improvement	Not acceptable
Relevance of the study	(x) to	(x)	()	()	()
Literature review	(x)	()	()	()	()
Sampling design	(x)	()	()	()	()
Methods/procedures	(x) to	(x)	()	()	()
Results	(x)	()	()	()	()
Discussion/conclusions	(x)	()	()	()	()
Writing style and composition	(x)	()	()	()	()
Potential for publication in peer reviewed journal(s)	(x) to	(x)	()	()	()

FINAL EVALUATION

(x) Approved without or minimal changes

() Approved with changes (no need for re-evaluation by this reviewer)

() Potentially acceptable, conditional upon review of a corrected version (The candidate must submit a new version of the thesis, taking into account the corrections asked for by the reviewer. This new version will be sent to the reviewer for a new evaluation only as acceptable or not acceptable)

() Not acceptable (This product is incompatible with the minimum requirements for this academic level)

Almeria (Spain)

21/06/2012

Place

Date

Signature

Additional comments and suggestions can be sent as an appendix to this sheet, as a separate file, and/or as comments added to the text of the thesis. Please, send the signed evaluation sheet, as well as the annotated thesis and/or separate comments by e-mail to pgecologia@gmail.com and claudiakeller23@gmail.com or by mail to the address below. E-mail is preferred. A scanned copy of your signature is acceptable.

Mailing address:

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

APÊNDICE H – Ficha de Avaliação da Dissertação por Pia Parolin.



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



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: Mecanismos que limitam a distribuição de <i>Crataeva benthamii</i> Eichler (Capparideae) e <i>Hura crepitans</i> L. (Euphorbiaceae) em uma floresta de várzea da Amazônia central	
Aluno: NAARA FERREIRA DA SILVA	
Orientador: Maria Teresa F. Piedade	Co-orientador: -----

Avaliador: Pia Parolin (Univ. Hamburgo, Alemanha)

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)

Hamburgo

28.5.2012

Pia Parolin

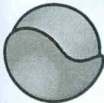
Assinatura

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 e 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

APÊNDICE I – Ficha de Avaliação da Dissertação por Augusto Cesar Franco.



PG-ECO-INPA
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

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



INPA
INSTITUTO NACIONAL DE
PESQUISAS DA AMAZÔNIA

Avaliação de dissertação de mestrado

Título: **Mecanismos que limitam a distribuição de Crataeva benthamii Eichler (Capparideae) e Hura crepitans L. (Euphorbiaceae) em uma floresta de várzea da Amazônia central**

Aluno: **NAARA FERREIRA DA SILVA**

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

Avaliador: **AUGUSTO CESAR FRANCO**

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)

Brasília , 27/06/2012 , Augusto Cesar Franco

Local Data Assinatura

Augusto Cesar Franco
Professor Titular
Departamento de Botânica

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 e 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

APÊNDICE J – Ata da Defesa Oral



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

Aos 29 dias do mês de outubro 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). **Florian Karl Wittmann**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA/Max Planck, o(a) Prof(a). Dr(a). **Astrid de Oliveira Wittmann**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, e o(a) Prof(a). Dr(a). **Isolde Dorothea Kossmann Ferraz**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). José Luis Campana Camargo, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e o(a) Prof(a). Dr(a). Alberto Vicentini, 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 **NAARA FERREIRA DA SILVA**, intitulado "Mecanismos que limitam a distribuição de *Crataeva benthamii* Eichler (Capparidaceae) e *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) em uma floresta de várzea da Amazônia central", 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). Florian Karl Wittmann

Florian Wittmann

Prof(a).Dr(a). Astrid de Oliveira Wittmann

Astrid de O. Wittmann

Prof(a).Dr(a). Isolde Dorothea Kossmann Ferraz

Isolde Ferraz

Coordenação PPG-ECO/INPA