

ECOLOGIA, ZONAÇÃO E COLONIZAÇÃO DA VEGETAÇÃO ARBÓREA DAS ILHAS ANAVILHAS

Piedade M.T.F.¹
 Junk W.J.²
 Adis J.²
 Parolin P.²

Abstract

Tree distribution, establishment and seedling growth was analysed in the Anavilhas archipelago (Rio Negro, Brazil). Along a toposequence of the islands, a substitution of communities was observed which is related to the annual flooding duration, depending on the position along the flooding gradient. The palm *Astrocaryum jauari* was the woody plant with the largest amplitude: it was found on sites flooded from as little as 30 to as much as 340 days a year.

The communities of this environment disperse their fruits in synchrony with the high water of the Rio Negro. Some diaspores are buoyant and some are not. Seeds may be eaten by fish and, depending on the species, may be dispersed or destroyed. Also barochory is a frequent dispersal syndrom: the heavy diaspores fall down and may remain close to the adults, or slide down the slopes of the islands. Hydrochory is frequently found and may favour the migration of propagules to colonize distant areas, often associated with ichthyochory.

Close to the adults, the number of seedlings was very high, that of older saplings low as a result of competition with other plants and the adult trees. The competition for nutrients and different tolerance of flooding are responsible for the efficiency of seedling establishment. Besides intrinsic aspects of the species, determining specific physiological tolerances to flooding, pluriannual cycles of high water or dry periods explain the distribution of individuals of different species on extreme sites of the floodplains of the Anavilhas archipelago, whereas the annual cycles influence the growth and local densities of species.

Key words: igapó, woody vegetation, dispersal mechanisms, flood pulse, Anavilhas archipelago

¹ INPA/Max Planck, C.P. 478, 69011 Manaus, Am, Brazil.

² Max-Planck-Institute for Limnology, Tropical Ecology, P.O. Box 165, 24302 Plön, Germany. E-mail: pparolin@mpil-ploen.mpg.de

Resumo

Em estudo realizado com a vegetação arbórea no Arquipélago das Anavilhas – rio Negro, observou-se o padrão de distribuição, estabelecimento e crescimento de plântulas. Ao longo da toposequência das ilhas, verificou-se a substituição de comunidades conforme o número de dias de alagação ao qual cada faixa de relevo é submetida ao ano. Dentre os "indicadores ecológicos" definidos para os diferentes níveis de tolerância à alagação, *A. jauari* é a planta de maior amplitude podendo ser encontrada desde as faixas submetidas a 340 dias de alagação anual até aquelas que permanecem apenas 30 dias nessa condição. As comunidades desses ambientes dispersam seus frutos em sincronia com os níveis de águas altas do rio Negro. Os frutos, ao caírem da planta-mãe, podem, dependendo de seu peso, do relevo insular e do nível de alagação do rio, cair no solo ou na água, flutuando ou não. Ao caírem no solo, os frutos podem ser atacados por insetos, principalmente coleópteros, e roedores. Caindo na água, podem ser explorados, conforme a dureza das amêndoas, de diferentes formas por peixes: podem ter a polpa roída, a amêndoas fragmentada (predados) ou serem engolidos inteiros sendo que, neste último caso, os peixes podem atuar como dispersores. Além da ictiocoria, verificou-se também a barocoria como estratégia de dispersão. Ao caírem próximo aos adultos, os frutos podem permanecer no local (barocoria propriamente dita) ou deslizar pelo declive das ilhas (barocoria + deslizamento). Além desses mecanismos, a flutuação (hidrocória) pode favorecer a migração de propágulos para a colonização de áreas distantes, em associação com a ictiocoria. Próximo aos adultos, o número de plântulas jovens é muito elevado havendo, contudo, uma drástica redução no número de indivíduos nas fases de maior porte em altura, como resultado da competição com outras plântulas e adultos. A competição por nutrientes e a tolerância diferencial à alagação, além da remoção dos jovens, devem determinar conjuntamente o sucesso no estabelecimento. Além de aspectos intrínsecos das espécies, determinando tolerâncias fisiológicas específicas à inundação, ciclos plurianuais, de cheias e secas, mais intensos explicam a distribuição de indivíduos de várias espécies em pontos extremos das planícies alagáveis do Arquipélago de Anavilhas, enquanto que ciclos anuais influenciam o crescimento e as densidades locais das espécies.

Palavras chave: igapós, vegetação lenhosa, mecanismos de dispersão, pulso de inundação, Arquipélago das Anavilhas

Introdução

As matas de alagação do Rio Negro, regionalmente denominadas de igapós (Prance 1979), sofrem ao longo do ano a influência dos ciclos de cheias e vazantes desse rio. As flutuações de nível da água dos grandes rios são consequências do somatório da precipitação das áreas de captação (Goulding 1979), e determinam ao longo do ano a presença de uma fase aquática e uma fase terrestre, às quais as comunidades desses ambientes devem se adaptar (Junk et al. 1989). A repetição desse fenômeno em tempo geológico levou à evolução nesses ambientes de um tipo particular de vegetação, adaptada a viver em submersão parcial ou total vários meses ao ano (Irion & Adis 1979, Junk 1989, Parolin et al. 2004a).

A pobreza química e a alta acidez somadas a uma baixa penetração de luz determinam uma baixa produção primária nas águas pretas, nas quais o fitoplâncton é praticamente ausente (Sioli 1975, 1976), sendo a vida na biota aquática dependente da produção primária alóctone das florestas marginais (Sioli 1976, Erwin & Adis 1982).

Devido a estreita relação entre a vegetação e os corpos de água adjacentes, predomina em ambientes alagáveis a sincronia da abscisão de frutos com os níveis altos das águas, sendo os mecanismos de dispersão de propágulos relacionados principalmente à água – hidrocória, e peixes – ictiocória (Gottschberger 1978, Goulding 1983, Kubitzki & Ziburski 1994). Ambos os mecanismos, além de propiciarem a colonização dos novos habitats formados pela deposição do rio ou decorrentes da remoção da cobertura vegetal pela correnteza, favorecem o desenvolvimento de plantas jovens em locais mais propícios a elas.

Em ambientes complexos de áreas alagáveis, como os igapós, os fatores de regulação da densidade e distribuição de plantas relacionam-se a: 1) *Flutuações de nível da água*, que modificam química e estruturalmente o solo, submetendo plântulas e árvores adultas a períodos prolongados de alagação, promovendo hipóxia do sistema radicular, o que reduz o metabolismo das plantas (Schlüter & Furch 1992, Schlüter et al. 1993, Maia & Piedade 2002a, b, Parolin et al. 2004a). A correnteza também pode promover impacto mecânico negativo, principalmente nos estágios de plântulas; 2) *Dispersão, predação de sementes e herbivoria de partes vegetativas do indivíduo*. De acordo com as condições físicas do micro-habitat onde a semente for dispersada e dos potenciais predadores presentes dependerá o sucesso do estabelecimento, a efetiva colonização e distribuição geográfica; 3) *Dinâmica de estabelecimento e crescimento da população*, intervindo neste caso a competição, e fatores intrínsecos decorrentes da variabilidade genética específica, que irão determinar a tolerância diferencial de indivíduos ao estresse da inundação.

Estes fatores podem ser avaliados em ambientes pouco alterados pela ação humana como, por exemplo, as Ilhas Anavilhas. O presente trabalho tem por objetivo: 1) caracterizar os tipos predominantes de ilhas do arquipélago em relação à altura do relevo e estágios sucessionais de colonização; 2) testar nas comunidades vegetais a existência ou não de substituição de comunidades vegetais, se as comunidades vegetais se substituem ao longo do gradiente de inundação e altura de relevo, em função do diferente número de dias de inundação aos quais cada faixa de terreno é submetida ao longo do ano; 3) Observar se há ou não predominância de síndromes de dispersão de propágulos compatíveis com hidrocória e ictiocória, e suas implicações em termos da colonização de ilhas do arquipélago de diferentes idades.

Métodos

Área de Estudo

No curso inferior do rio Negro forma-se uma baía bocal que dista em média 20 km entre as duas margens. Nesse ponto o rio apresenta duas calhas, uma em sua margem direita e outra em sua margem esquerda, o que contribui para uma colmatação mais acentuada na porção mediana, onde se forma o Arquipélago das Anavilhas (RADAMBRASIL 1978). O arquipélago é composto por 191 ilhas, muitos paranás e lagos, medindo 90 km de extensão e 12,5 km de largura em seu ponto maior. A primeira ilha tem inicio aproximadamente 40 km a NW a montante da cidade de Manaus, e o arquipélago inteiro situa-se entre os municípios de Manaus e Novo Ayrão, na faixa entre 2° 00' a 3° 02' S de Latitude e 60° 27' a 61° 07' W de longitude (Figura 1).

Este trabalho resulta de coletas intensivas realizadas de agosto de 1980 até novembro de 1982 e de observações de campo e coletas assistemáticas realizadas até 1992, no Arquipélago das Anavilhas – Rio Negro (AM), Amazônia Central. O estudo intensivo da vegetação foi realizado em duas estações de coleta, sítio Lago do Prato (SLP) e sítio lago Miúá (SLM) (Figura 1), distantes um raio máximo de 800m do Paraná do Lago do Prato, onde está localizada a sede flutuante da Estação Ecológica de Anavilhas. O paraná situa-se a aproximadamente 100 km de Manaus. As estações de coleta associam-se, em sua porção litoral, a lagos que se comunicam permanentemente ao rio, de forma que as oscilações de água dos lagos é a mesma observada anualmente no rio Negro (Figura 2).

O SLP, localizado entre o Lago do Prato e o Paraná, apresenta um barranco bastante íngreme, tendo em seu ponto mais alto em torno de 11,20 m de altura. No pico das secas sua largura é de cerca de 110 m (no pico das secas de 1981, sua largura foi de 115 m). O SLM, situa-se entre o lago Miúá e

o paraná do Arroz e dista aproximadamente 600 m da sede da Estação Ecológica, apresentando em seu ponto superior a altura de 11,40 m, sendo sua largura no pico das secas ao redor de 130 m (no pico das secas de 1981, a largura medida foi de 135 m).

Clima, Hidrologia e Solos

O clima da área é caracterizado pela ausência de meses com temperaturas inferiores a 18°C, e o mês mais árido com precipitação superior a 60mm. As oscilações anuais médias de temperatura não excedem os 5°C, com um valor médio de temperatura de 27,2°C. A umidade relativa média oscila de um mínimo de 77% a um máximo de 95%. A precipitação média anual encontra-se entre 1000 e 2.500 mm, com a existência de uma estação seca no verão (Irmler 1975). A amplitude média anual de flutuação do nível das águas é de 10 m (Schmidt 1973).

O rio Negro origina-se em zonas geologicamente muito antigas, onde predominam solos muito pobres, os podzóis, constituídos por areias descoradas e esbranquiçadas (Sioli 1964, 1976, Sioli & Klinge 1962, Klinge 1965, Ab'Saber 1967, Filoso et al. 1999, Filoso & Williams 2000). O rio Negro apresenta uma acentuada pobreza química em suas águas, uma vez que a fisicoquímica dos rios amazônicos reflete a topografia da região de sua cabeceira e das áreas de drenagem (Sioli 1964, 1965, 1968, Fittkau 1971, Irmler 1975). A coloração acastanhada das águas, que reduz marcadamente a penetração de luz, resulta da concentração de substâncias húmicas oriundas das regiões do podzolização e da vegetação aí presente, sendo essas substâncias responsáveis também pela sua acentuada acidez (Janzen 1974, Furch & Junk 1997).

As ilhas Anavilhanas são predominantemente formadas por argilas e silte agregado a elas em menores proporções (Leenheer & Santos 1980, Filoso et al. 1999, Filoso & Williams 2000). Esses sedimentos são floculados ao entrar em contato com as águas do rio Negro, devido ao alto conteúdo de matéria orgânica e baixo pH desse rio.

Devido ao pulso de inundação, o substrato se transforma ao longo do ano, passando de um solo propriamente dito, na fase de águas baixas, para um solo hidromórfico, no início das fases de alagação e nos baixios (Fittkau et al. 1975a). Da mesma maneira que a química da água é determinada pela geologia e vegetação, a química da água somada à natureza do solo determina a estrutura da vegetação (Junk 1980, Wittmann et al. 2004).

Coletas de solo foram feitas nas faixas de 0-10 cm e 10-25 de profundidade, no pico da estação cheia no mês de junho, e no pico máximo da estação seca, no mês de novembro de 1982. Durante o pico das cheias, algumas das amostras foram coletadas sob uma coluna de mais de um metro

de água. As coletas foram feitas utilizando-se um trado de PVC de 1 m com os bordos afilados e cortantes. Após secarem ao ar, as amostras foram acondicionadas em sacos de polietileno, e 250 g de material foram remetidas ao CENA – Centro de Energia Nuclear na Agricultura em Piracicaba-SP para análise química e de pH. As análises foram feitas segundo a seguinte metodologia: 1) pH – determinado por potenciometria após equilibrar 10 g de solo com 25 ml de água; 2) $H^+ + Al^{+++}$ (acidez trocável) – determinado por titulação com hidróxido de sódio após extração com solução de acetato de cálcio pH 7; 3) Al $^{+++}$ (Alumínio trocável) – determinado por titulação com hidróxido de sódio após extração de potássio 1 Molar; 4) H^+ (Hidrogênio trocável) – determinado pela diferença entre acidez trocável e alumínio trocável; 5) Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ e K^+ (Bases trocáveis) – determinadas por espectrometria de absorção atômica após extração com solução de ácido clorídrico 0,05 Molar; 6) PO_4^{3-} – determinado por colorimetria em Auto Analyser Technicon pelo método do indofenol azul após digestão do solo com ácido sulfúrico concentrado em presença de peróxido de hidrogênio, selênio e sulfato de lítio; 8) Ferro – determinado por espectrometria de absorção atômica após extração com solução de ácido clorídrico 0,1 Normal; 9) Carbono – determinado por titulometria com solução de sulfato ferroso após ataque do solo com solução de dicromato de potássio. O teor de água do solo coletado na fase aquática foi determinado no INPA, segundo o material em estufa de ventilação forçada, a 105°C.

Vegetação

Os primeiros estudos a respeito da flora das águas pretas levantaram listas de espécies típicas desses ambientes (Ducke & Black 1953, Rodrigues 1961, Takeuchi 1962, Braga 1979, Keel & Prance 1979). Trabalhos posteriores, abordaram a florística e a fitossociologia (Revilla 1981, 1991, Ferreira 1991, 1997, Parolin et al. 2003, 2004b), padrões de zonação de espécies (Worbes 1983, Piedade 1985, Wittmann et al. 2002), zonação de espécies e fenologia (Ferreira 1991), e fenologia e fisiologia (Maia & Piedade 2002a,b). Entretanto, até o presente há uma lacuna no que diz respeito a estudos da ecologia da vegetação desses ambientes.

Para a vegetação arbórea, sésil na maior parte de seu ciclo biológico, é fundamental a adaptação às variações do ambiente físico. Nesse sentido, vários autores (Gessner 1955, Fittkau 1964, Fittkau et al. 1975b, Irmler 1973, Parolin et al. 2004a) chamaram a atenção para o fato dessas áreas de vegetação típicas dos baixos cursos do Amazonas apresentarem indivíduos adaptados a viver em submersão parcial ou total durante vários meses do ano, através de adaptações estruturais, como raízes adventícias extremamente desenvolvidas (Fittkau et al. 1975a, Parolin et al. 2004a) ou anéis de

crescimento indicando uma redução no metabolismo de algumas plantas com resposta às condições de hipóxia predominantes na fase aquática (Worbes 1984, Worbes et al. 1992, Worbes 1997).

Durante a fase aquática a vegetação arbórea serve também de várias formas à alimentação dos peixes migradores que invadem os igapós, em busca dos recursos alimentares escassos no rio, comendo folhas, gemas apicais e principalmente frutos (Gottsberger 1978, Goulding 1979, 1980). Muitas espécies sincronizam a fenologia ao pulso de inundação, com predominância da abscisão de frutos durante as fases de pico das cheias e descida das águas (Gottsberger 1978, Goulding 1983, Kubitzki & Ziburski 1994, Ferreira 1991, Schöngart et al. 2002). Por esse motivo, os mecanismos de dispersão mais comuns são a hidrocoria e a ictiocoria além de eventuais casos de dispersão pelo vento ou pássaros, ou associações desses mecanismos.

Ilhas maiores apresentam em média 3 estratos, porte elevado, árvores sem tortuosidade, o estrato mais alto em torno de 25 m, e emergentes acima desse limite. O sub-bosque é bastante limpo, havendo apenas algumas áreas onde ocorrem cipós. Ilhas com o relevo mais baixo, aparentemente mais jovens, apresentam vegetação de porte inferior sendo freqüentemente inundadas totalmente durante cheias mais intensas. Contudo, grandes variações podem ser encontradas entre ilhas, em função do processo de sucessão em que elas se encontram, o que altera a fisionomia, porte e densidade do sub-bosque (Whitmore 1975).

Levantamento da Vegetação

O levantamento de vegetação foi feito em novembro de 1981, pico das secas, devido a facilidade de deslocamento e coleta de material. Foram feitos transectos nas estações SLP e SLM. Os transectos percorreram toda superfície transversal das ilhas em faixas de 20m X 115 m (2.300 m²) no SLP (Lago do Prato) e de 20m x 135m (2.700 m²) no SLM (Lago Miuá), perfazendo um total de 5.000m². Foi feito o levantamento de todos os indivíduos com DAP superior a 10 cm, tendo sido os indivíduos mapeados por meio de um sistema de coordenadas, e determinada a densidade relativa de cada espécie, segundo Cottam & Curtis (1956), onde densidade relativa = número de indivíduos da espécie x 100, sobre o número de indivíduos de todas as espécies. As famílias foram ordenadas de forma decrescente, conforme o número de espécies. O material coletado foi herborizado e encaminhado para identificação e deposição no Herbário do INPA. O cálculo do número de dias de alagação ao qual as comunidades vegetais estão submetidas por faixa de relevo, foi realizado tomando como base a curva de valor médio de dez anos

de dias de inundação confeccionada por Junk (1989) com as cotas do rio Negro de Manaus, fornecidas pela Capitania dos Portos.

Resultados

Água e Solo

O pH da água variou ao longo de 13 meses de coletas, de 3,2 a 5,1, sendo a média registrada de 4,2 (Tabela 1). As medidas locais de transparência variaram de 40 cm a 1,20 na porção central do Lago do Prato e no paraná do mesmo nome. A condutividade medida na superfície da água nos dias de coletas, oscilou entre 8,25 e 11,2 µS/cm.

A análise global dos nutrientes indica uma grande pobreza, acentuada pela lavagem provocada pelas águas durante as cheias (Tabela 2). A porcentagem de água do solo durante as cheias, nos sítios não alagado (PONTOS I) e submerso (PONTO II), não apresentaram uma diferença muito acentuada, com os valores de 41,3% e 48,9%, respectivamente.

Composição Florística

- Sítio Lago do Prato. No SLP, as famílias mais abundantes em espécies por ordem decrescente foram Leguminosae (11 espécies), Guttiferae (4 espécies), Chrysobalanaceae (4 espécies), Annonaceae (3 espécies), Euphorbiaceae (2 espécies), Violaceae (2 espécies) e Lecythidaceae (2 espécies), estando as demais representadas por uma só espécie (Tabela 3). A vegetação apresentou um porte ereto, com um número reduzido de lianas e um evidente adensamento do sub-bosque nas porções mais elevadas do relevo topográfico. A grande maioria dos indivíduos não apresentava floração nem frutificação durante a época de coleta (novembro) (Tabela 4). Os estratos eram em número de três com emergentes ao redor de 21 metros, e um grande número de pontos de descontinuidade no dossel que permitiam a penetração de luz em vários locais. No sub-bosque, as famílias mais freqüentes foram: Musaceae, Marantaceae, Zingiberaceae além de Pteridophyta.
- Sítio Lago Miuá. No SLM, as famílias mais abundantes em ordem decrescente foram Leguminosae (17 espécies), Euphorbiaceae (4 espécies), Lauraceae (2 espécies), Guttiferae (2 espécies), Myristicaceae (2 espécies), Lecythidaceae (2 espécies), sendo as demais famílias representadas por uma só espécie (Tabela 3). O porte geral da vegetação desta área apresentou-se ereto havendo pouquíssimas lianas no sub-bosque. O número de indivíduos com

floração ou frutificação durante a época do levantamento, mostrou-se muito reduzido (Tabela 4). O sub-bosque desta área encontrava-se bastante limpo e sombreado por haver uma maior continuidade nas copas dos representantes do estrato superior. Este, media em torno de 21 metros, sendo o total de estratos em número de três. No sub-bosque, as famílias mais freqüentes foram Musaceae, Marantaceae, Zingiberaceae, além de Pteridophyta como dominante.

Distribuição das Espécies ao Longo da Topossequência Insular

A substituição das comunidades ao longo do transecto está relacionada a um número diferencial de dias de alagação ao qual cada faixa do relevo é submetida ao longo do ano, devido ao pulso de inundações (Figura 3). O tempo de alagação anual para cada área e comunidade foi calculado usando as curvas de nível do rio Negro, Manaus, para o período de estudo.

No SLP, a densidade global de indivíduos por quadrado apresentou-se bastante pequena, tendo o quadrado mais denso apenas 24 árvores de DAP = 10 cm. O porte médio da vegetação variou de 12,3 m no primeiro quadrado, na porção litoral, a 16,0 m no terceiro do litoral para o barranco (Figura 4).

O número de espécies apresentou-se bastante elevado na maioria dos quadrados, sendo muitas delas representadas por um só indivíduo ou por poucos indivíduos. No entanto, pudemos verificar ao redor de muitos dos adultos, plântulas e jovens com poucos metros. No primeiro quadrado da porção litoral, foi verificada uma grande concentração de plantas de uma só espécie da família Guttiferae, com caules finos e raízes de suporte.

Tovomita sp. e *Malouetia furfuracea* sofrem alagação durante quase todo o ano permanecendo em torno de 340 dias com água ao menos nas raízes e caule. As demais espécies dominantes substituem-se ao longo do transecto sendo *Licania* sp. a espécie restrita à porção mais elevada, submetida ao menor número de dias de alagação durante o ano (Figura 5).

Devido a posição no relevo insular as plantas permanecem com água ao menos na base do caule e raízes, de 340 a 270 dias ao ano.

No SLM, a densidade global de indivíduos por quadrado apresentou-se elevada, tendo o quadrado mais povoado um total de 89 indivíduos com DAP = 10 cm. O porte médio da vegetação apresentou-se menor no quadrado da porção litoral atingindo a marca de 11,6 m. Maiores alturas foram medidas no quadrado mais povoado sendo a média de 16,9 m (Figura 6). No primeiro quadrado da porção litoral desta área foi verificada uma elevada concentração de indivíduos de *Eugenia inundata* D.C. (Myrtaceae),

densamente ramificados desde a base e com acentuada tortuosidade. *Coccoloba pichuna* é a espécie restrita exclusivamente aos 40 primeiros metros da porção litoral, permanecendo por esse motivo uma média de 340 a 350 dias com alagação. Dentre os quatro dominantes desta área, *Nectandra amazonum* e *Astrocaryum jauari*, apresentaram as maiores amplitudes na distribuição, sendo que a primeira permanece desde a faixa de 350 dias de alagação até a de 180 dias, enquanto que a segunda distribui-se desde a faixa de 200 até a de apenas 30 dias de alagação, que corresponde ao ponto mais elevado da ilha.

Dentre as nove famílias representadas por mais de uma espécie nas duas áreas de estudo, apenas quatro foram verificadas em ambas, sendo Leguminosae a família mais representada em número de espécie nas duas estações (Tabela 3). Muito embora o número de espécies e famílias tenha se apresentado mais elevado no SLM que no SLP, os valores de altura, número de representantes e a densidade relativa das espécies de maior ocorrência foram muito superiores no SLP. Considerando os primeiros 40m da toposequência insular da porção mais elevada, tanto o número de espécies quanto o número de indivíduos apresentou-se mais elevado no SLM. No SLP, sendo muitas espécies representadas por um só indivíduo ou por poucos indivíduos, havendo, no entanto, um elevado número de plântulas jovens com poucos metros ao redor desses adultos.

Discussão

Distribuição das espécies nas ilhas Anavilhanas.

Nas duas áreas amostradas, verificou-se a nítida substituição de comunidades ao longo da toposequência, como resposta às variações no número de dias de alagação e às modificações na textura do solo, que vai sofrendo uma gradual compactação em direção às porções mais elevadas das ilhas. Como os barrancos contêm, de forma condensada, os micro habitats da porção litoral, algumas das espécies que aparecem nessas faixas foram novamente encontradas nas porções inferiores do barranco, reforçando a idéias de que muitas plantas dos igapós são adaptados a estreitas condições fisiológicas, e que pequenas variações do meio físico são suficientes para limitar sua presença ou ausência.

Tais variações de comunidades ao longo de gradientes já foram descritas para o rio Negro por vários autores (Takeuchi 1962, Revilla 1981, Worbes 1983, Piedade 1985, Ferreira 1997, Wittmann et al. 2002) tendo Takeuchi apontado *Eugenia inundata* como planta típica dessas áreas.

Nas duas áreas amostradas há substituição de comunidades ao longo do gradiente, porém, os indicadores ecológicos de alagação não são os mesmos para ambas. Enquanto que no SLP observamos a existência de seis comunidades de acordo com o número de dias de alagação em cada faixa de 20 x 20 m, no SLM, apenas quatro dominantes substituíram-se ao longo da toposequência.

Tovomita sp., *Malouetia furfuracea* (SLP) e *Coccoloba pichuna* (SLM), são altamente adaptadas à alagação tendo sua ocorrência restrita às faixas do relevo insular alagadas em torno de 350 dias ao ano. No SLM, as espécies dominantes apresentam uma maior amplitude de distribuição e, consequentemente, de tolerância à alagação, como pode ser verificado especialmente para *Nectandra amazonum*, que se distribui na faixa submetida de 340 dias de alagação, e *Astrocaryum jauari* que se distribui na faixa de 200 dias de alagação até o topo do relevo da ilha, alagado apenas 30 dias ao ano. No entanto, no SLP, essa palmeira ocorre na faixa aproximada de 340 a 270 dias de alagação o que dilata sua distribuição a praticamente qualquer ponto de relevo insular; essa planta é, portanto, extremamente adaptada a viver tanto em solos mal drenados quanto em áreas submetidas a poucos dias de alagação ao longo do ano. Essa amplitude de ocorrência em áreas com maior e menor tempo de alagação ao ano, já havia sido apontada por Huber (1906) para as populações de *A. jauari* do rio Purus e, dessa forma, nossos dados permitem delimitar essa amplitude.

Esta distribuição diferencial das espécies e de sua abundância reflete variações tanto da fisiologia das espécies envolvidas, quanto do tempo de colonização das ilhas. Espécies com ampla distribuição ao longo da toposequência têm uma maior tolerância às variações de redução de oxigênio. Espécies restritas a uma só faixa, toleram menos ou mais, conforme o caso considerado.

A grande mobilidade de sedimentos das ilhas, sua constante deposição e retirada face às flutuações de nível do rio e a grande quantidade de sementes trazidas pelas águas, aliadas à existência de habitats abertos à colonização, certamente permitem a instalação de um número elevado de espécies que, à medida que a idade das ilhas avança, vão aumentando sua densidade local. As espécies menos tolerantes à alagação são excluídas ou têm sua ocorrência restrita a faixas estreitas e específicas do relevo insular.

Nutrientes nos solos e adaptações das plantas.

Os maiores teores de nutrientes foram encontrados durante a estação seca. Já durante as cheias, os nutrientes laváveis, facilmente removíveis, saem com as águas, o que é confirmado pela redução, nesse período, principalmente dos elementos Na e Mg. No caso de P_0_4 ⁻³, além desse fato e

da sua reduzida quantidade, pode ser verificado um decréscimo nítido com a profundidade, o mesmo ocorrendo com o K. Para o N, que em função dos mecanismos de associação com microorganismos sofre fixação biológica pela liteira durante as secas, verifica-se uma forte redução com a subida das águas e também com a profundidade.

As raízes devem ser então muito bem adaptadas para retirar os escassos nutrientes durante a fase terrestre. Confirmado essa idéia, é nítida a presença nos ambientes estudados de sistemas radiculares extremamente desenvolvidos inclusive de raízes adventícias, sendo freqüente uma intensa ramificação em direção a pontos de acúmulo de matéria orgânica como troncos e galhos em decomposição. Também, em várias escavações realizadas constatamos que os sistemas radiculares situam-se predominantemente nos 30 primeiros cm, fato também ressaltado por Coutinho & Lamberti (1971).

A escassez de nutrientes preponderante na cheia e a alagação provocada pela subida do nível do rio, bem como a saturação de água do solos já anterior a submersão, sugerem como plausível nesses ambientes uma maior atividade de incremento na biomassa das plantas durante as secas com mecanismos de "dormência" nos adultos e plântulas de algumas espécies durante as cheias, em virtude das condições anóxicas preponderantes nessa fase. Tal mecanismo foi demonstrado por Worbes (1984) que encontrou anéis de crescimento em árvores de áreas de alagação como é o caso de *Sorocea duckei*.

A comunidade vegetal das ilhas Anavilhanas é composta de espécies que devem estar adaptadas para retirar nutrientes e centralizar seu metabolismo de crescimento durante a fase terrestre, e dispor de mecanismos de tolerância tanto à alagação e à hipóxia a ela relacionada, quanto à correnteza, especialmente nas áreas mais abertas e sob a influência dos ventos (Parolin et al. 2004a).

Estratégias de dispersão e perdas no processo.

A maioria das plantas amostradas em ambas as áreas em 1981 não apresentaram nem flores nem frutos durante o mês de novembro, pico das secas, uma vez que essas fenofases são fortemente relacionadas aos níveis de águas mais altos (Revilla 1981, Ferreira 1991), o que favorece os mecanismos de dispersão como preponderantes para a vegetação dessas áreas, a ictiocoria e a hidrocoria (Gottsberger 1978, Kubitzki & Ziburski 1994). Coletas e visitas posteriores às áreas, nos períodos de floração e frutificação, permitiram confirmar as determinações das plantas e esse padrão geral de sincronia.

A vegetação sincroniza sua floração com o período no qual a precipitação é pouco intensa, setembro e outubro, de forma que, quando os índices pluviométricos maiores são registrados, durante os primeiros meses do ano, os frutos já estão em processo de crescimento. Para espécies de frutos duros e muito energéticos como *Astrocaryum jauari*, esse processo é longo, levando nove meses, com a abscisão centralizada no pico das cheias (Piedade *et al.* 2003). Possivelmente o alto conteúdo energético e vitamínico dos frutos dessa palmeira exige uma quantidade muito elevada dos escassos nutrientes existentes nesses solos, obrigando a planta a um lento processo de bombeamento. Além desses, a pressão ecológica para uma sincronia de eliminação dos propágulos nos meses de níveis mais altos do rio pode ser importante, uma vez que algumas espécies iniciam a floração e frutificação meses depois, os eliminam também nas águas altas, o que é compatível com os mecanismos de dispersão preponderantes.

O alto valor nutritivo e energético de muitos dos frutos (Waldhoff & Furch 1999, Waldhoff & Alencar 2000), possivelmente explica a grande procura desse recurso pelos peixes no igapó. O elevado conteúdo calórico e de vitamina A podem ser especialmente vantajosos se consumidos em grandes quantidades durante a cheia para estocar reservas na forma de gordura para as fases de deslocamento, da desova ou de águas baixas, quando os recursos alimentares são escassos. Frutos com sementes muito duras como os de *A. jauari*, em princípio seriam consumidos por um número reduzido de espécies de peixes. Entretanto, Piedade (1985) encontrou 16 espécies de peixes comerciais explorando esse recurso. Provavelmente, as espécies principais consumidoras dessa palmeira são o tambaqui (*Colossoma macropomum*) e a pirapitinga (*Colossoma bidens*) que, pelo seu grande porte e dentadura possante, são capazes de quebrar seus duros frutos. Goulding (1980) encontrou em uma só pirapitinga, 1 kg de frutos de *jauari* e em um só tambaqui 52 frutos inteiros. Ainda que outras espécies possam eventualmente dispersar menos frutos, desde que não atuem como predadores, podem contribuir de forma mais eficiente à colonização de novos habitats.

Eliminando seus frutos no pico das cheias a vegetação desses ambientes adaptou-se a suportar um grau de casualidade muito grande em relação ao destino que esses frutos irão seguir já que eles podem sofrer o impacto de um grande número de predadores, caindo na água ou no solo. Assim, a produção de um número elevado de frutos se apresenta como uma forma de garantia do sucesso de alguns.

Esses resultados concordam com o exposto por Janzen (1969) de que, a saturação de predadores, através da grande produção de propágulos, e a sincronização da frutificação de todos os indivíduos da área, são comum em locais onde os recursos alimentares são sazonalmente fomecidos ou

escassos, como é o caso dos igapós. Na Costa Rica, tal sincronia ajusta-se com a estação seca (Janzen 1967) enquanto que neste estudo, ajusta-se aos níveis altos de água no rio Negro. Possivelmente a hipóxia decorrente da saturação de água do solo, aumenta a produção de ácido abscisico, levando à queda dos frutos nesse período. Enormes quantidades de sementes são vistas boiando rio abaixo, indicando que, para muitas das plantas a hidrocoria é um importante mecanismo de dispersão. Entretanto, em alguns casos, como o de *Astrocaryum jauari*, quando as sementes bóiam o embrião já está morto (Piedade 1985), o que é atribuído, possivelmente, ao elevado peso dos frutos dessa palmeira, o que faz com que, ao caírem na água, eles afundem. Esse fato já foi salientado por Corner (1966), que discute o fato da "aparente" dispersão pela água, ser frequente em alguns gêneros de palmeiras, citando inclusive *Astrocaryum* entre eles, além dos gêneros *Acrocomia* e *Phytelephas*.

Estratégias de colonização.

Se considerarmos as ilhas recém-formadas como substratos abertos à colonização, a substituição natural e ordenada de comunidades vegetais que aí se verifica, constitui um processo de sucessão primária (Odum 1971). Como durante o período de estudo as plântulas estavam recobertas por água do final de abril ao início de setembro, perfazendo um total de quase seis meses com alagação superficial, e plântulas recém-germinadas foram verificadas no campo desde final de setembro até dezembro, em torno de cinco meses após a germinação as jovens plântulas já estão alagadas. Possivelmente a rápida germinação tenha o sentido ecológico de propiciar à jovem plântula o aproveitamento máximo da fase seca para um rápido crescimento de forma que, quando a alagação ocorre, ela já apresenta um certo tamanho e, consequentemente uma maior tolerância à fase de alagação. Além desse aspecto, tal estratégia pode também se constituir num mecanismo para evitar a predação que é intensa nas sementes, porém, foi menos evidente nas comunidades de plântulas jovens observadas. As reservas das sementes, que nos igapós são mais pesadas (Parolin 2000), acrescidas dos produtos fotossintéticos das folhas jovens é que irão determinar o crescimento inicial e, tão logo essas reservas se esgotem, a sobrevivência e crescimento, irão depender de uma maior eficiência na exploração dos escassos nutrientes desses solos quanto do microhabitat no qual o propágulo se desenvolver, já que nos solos a heterogeneidade de microambientes é muito elevada.

Uma vez que poucos meses após a germinação a jovem plântula sofre alagação, situação que perdurará por vários meses, a dormência nessas plântulas durante a fase alagada parece plausível, já que esse é um mecanismo que pode ocorrer para algumas espécies nos trópicos.

Quando as plântulas perdem os cotilédones devem passar a retirar nutrientes das reservas do solo, sendo essa a fase crítica na sobrevivência em virtude da competição, que pode estabelecer-se tanto entre as plântulas quanto entre elas e os adultos. As plântulas deverão ainda suportar o impacto da água, que é maior durante a enchente, podendo remover as plântulas mecanicamente. Tanto no que diz respeito à remoção pela água quanto no caso da competição efetivamente ocorrer, o microambiente no qual a jovem plântula irá se desenvolver desempenha, indubitavelmente, um papel fundamental.

Colonização das ilhas.

Nos dois tipos de ilhas, a colonização deve estar ligada à ocorrência de ciclos maiores de secas que, deixando por um tempo mais prolongado o banco arenoso ou argiloso exposto, permitem que um lento processo de colonização tenha início. Após iniciado, o processo de colonização certamente poderá se manter em taxa menor durante os ciclos de alagação com índices médicos ou dos ciclos de alagações prolongados. No RADAMBRASIL (1978), tal tipo de possibilidade é aventada, sendo ali apontados de 1910 a 1975 três ciclos de secas mais acentuadas (1910 a 1926, 1936 a 1949 e 1955 a 1959) que podem funcionar como veículos máximos de colonização de habitats abertos, da mesma forma que os ciclos chuvosos intercalados a eles certamente contribuem para a dispersão maciça uma vez que água, atingindo nesses ciclos níveis acima do normal, pode dispersar os frutos de plantas hidrocóricas ou permitir que os peixes transportem aos pontos mais elevados os frutos das espécies ictiocóricas.

Para grande parte das espécies hidro e ictiocóricas esse esquema hipotético parece plausível uma vez que durante este estudo foram observados indivíduos adultos de várias espécies com essas síndromes de dispersão em pontos bastante elevados do relevo, aos quais a água só chega durante ciclos de alagação maiores. No entanto, a alagação também tem efeitos catastróficos e, se por um lado promove a colonização dos pontos mais elevados do relevo, por outro lado pode matar as populações especialmente das plantas situadas nas porções mais baixas (Junk 1980).

Segundo Irion & Adis (1979), durante o último milhão de anos, os períodos anuais de inundação foram causando gradualmente a formação da presente vegetação, típica de áreas de alagação por águas pretas. As populações de plantas tiveram que se adaptar às condições peculiares de um ambiente catastrófico, o que se reflete na existência de uma fisiologia (Schlüter et al. 1993, Parolin et al. 2004a) e ciclos vitais ajustados às variações do ambiente físico.

Assim, atuando de forma simultânea e em amplitude temporal diferente, podemos supor três mecanismos levando à evolução e adaptação da vegetação nas áreas de igapó: um *macromecanismo em tempo geológico*, que levou ao estabelecimento das florestas de igapó, um *mecanismo plurianual* constituído por períodos de cheias prolongadas alternados com períodos de secas prolongadas onde os pulsos de cheias máximas atuam como veículos maciços de dispersão (já que levam a água e os dispersores, no caso dos peixes, aos pontos mais elevados da topografia) e de mortalidade por afogamento da vegetação das porções mais periféricas, e as secas máximas que se constituem em períodos intensos de crescimento e finalmente, um *mecanismo anual* de oscilações do nível do rio, ao qual estão ajustados os ciclos fenológicos da vegetação e que atua também de diferentes formas na distribuição das espécies, tanto pela dispersão de sementes quanto pela remoção ou afogamento de indivíduos.

Conclusões

Em virtude das características marcadamente anfíbias dos igapós das ilhas Anavilhanas, a água se constitui no fator mais importante na determinação da estrutura desses ambientes. A água levou à evolução nessas ilhas de comunidades extremamente adaptadas a suportar períodos prolongados de alagação.

Os solos, já escassos em nutrientes durante as secas, têm essa pobreza acentuada pela lavagem promovida pelas águas durante as cheias, de forma que as comunidades vegetais dessas áreas estão adaptadas também a viver em condições de estresse nutricional e, principalmente, a captar as reservas do solo especialmente durante as secas, centralizando nessa época o grosso das suas atividades metabólicas. Os pulsos das cheias condicionam também os ciclos de produção de frutos da vegetação de forma que são freqüentes mecanismos de dispersão ligados direta (hidrocória) ou indiretamente (ictiocória) à água.

Como consequência dessa íntima relação com a água, é possível evidenciar nesses biótipos, comunidades adaptadas a viver em faixas estreitas do relevo insular submetidas a diferentes números de dias de alagação ao longo do ano. Nas porções litorâneas são freqüentes arbustos e plantas de ciclos curtos, muitas das quais desaparecem tão logo a alagação tem início. Nas porções mais elevadas tende a estabelecer-se, à medida que a ilha envelhece, uma comunidade mais estável. Com base nesse quadro podemos dizer que a substituição de comunidades ao longo da topografia do relevo insular é resposta do número diferencial de dias de alagação ao qual cada uma delas é submetida ao longo do ano. Isso permite definir indicadores ecológicos de tolerância diferencial à alagação prolongada.

Dentre os indicadores ecológicos encontrados, *Astrocaryum jauari* é a espécie mais tolerante a variações de alagação, ocorrendo tanto em áreas submetidas a 340 dias de alagação até aquelas que permanecem apenas 30 dias nessa condição.

Agradecimentos: Os autores agradecem ao Herbário do INPA, pelo auxílio na identificação taxonômica das espécies, e a Sra. Elke Bustorf pela elaboração das figuras.

Referencias Bibliográficas

- AB'SABER, A.N. 1967. Problemas geomorfológicos da Amazônia brasileira. *Atlas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 1(Geociências): 35-67.
- BRAGA, P.I.S. 1979. Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação conservação e inventário florístico da floresta amazônica. *Acta Amazônica*, 9(4): supl. 53-80.
- CORNER, E.J.H. 1966. *The natural history of palms*. London, Weidenfeld and Nicholson. 393p.
- COTTAM, G. & CURTIS, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 7(3):451-460.
- DUCKE, A. & BLACK, G.A. 1953. Notas sobre a fitogeografia da Amazônia brasileira. *Bol. Téc. Inst. Agron. Norte*, 29:1-62.
- ERWIN, T.L. & ADIS, J. 1982. Amazonian inundation forests their role as short-term refuges and generators of species richness and taxon pulses In: PRANCE, G.T. ed. *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press. p. 358-371.
- FERREIRA, L.V. 1991. *O efeito do período de inundação na zonação de comunidades, fenologia e regeneração em uma floresta de igapó na Amazônia Central*. Master Thesis, INPA, Manaus. pp. 161.
- FERREIRA, L.V. 1997. Effects of the duration of flooding on species richness and floristic composition in three hectares in the Jaú National Park in floodplain forests in central Amazonia. *Biodiv. and Conserv.* 6:1353-1363.
- FILOSO, S. & WILLIAMS, M.R. 2000. The hydrochemical influence of the Branco River on the Negro River and Anavilhas archipelago, Amazonas, Brazil. *Archiv Fuer Hydrobiologie* 148(4):563-585.
- FILOSO, S.; WILLIAMS, M.R. & MELACK, J.M. 1999. Composition and deposition of throughfall in a flooded forest archipelago (Negro River, Brazil). *Biogeochemistry* 45(2):169-195.
- FITTKAU, E.J. 1964. Remarks on limnology of Central Amazon rain-forest stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15:1092-1096. 1967. On the ecology of amazonian rain-forest streams. *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 3(Limnologia) 97-108.
- FITTKAU, E.J. 1971. Esboço de uma divisão ecológica da região amazônica. In: Idrobo, J.M. ed. *II Simpósio y Foro de Biología Tropical Amazônica*. Bogotá, Editorial PAX. p.365-372.
- FITTKAU, E.J.; JUNK, W. J.; KLINGE, H.; SIOLI, H. 1975a. Substrate and vegetation in the Amazon region. In: Dierschke, H. ed. *Vegetation und Substrat*. Vaduz, J. Cramer. p.73-90.
- FITTKAU, E.J.; IRMLER, U.; JUNK, W. J.; REISS, F.; SCHMIDT, G. W. 1975b. Productivity, biomass, and population dynamics in amazonian water bodies. In: Golley, F. B. & Medina, E. eds. *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*. New York, Springer Verlag. p. 289-311.
- FURCH, K. & JUNK, W.J. 1997. Physico-chemical conditions in floodplains lakes. In: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. (Ed.) W.J. Junk. *Ecological Studies*, Vol. 126, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 69-108.
- GESSNER, F. 1955. *Hydrobotanik. Band I: Energiehaushalt*. Berlin, VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften. 517 p.
- GOTTSBERGER, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazônia. *Biotropica*, 10(3):170-183.
- GOULDING, M. 1983. The role of fishes in seed dispersal and plant distribution in Amazonian floodplain ecosystems. *Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg* 7:271-283.
- GOULDING, M. 1979. *Ecologia da pesca no rio Madeira Manaus*, INPA. 172p.
- GOULDING, M. 1980. *The fishes and the forest*. Los Angeles, Univ. of California Press. 280p.
- HUBER, J. 1906 La végétation de la vallée du rio Purus (Amazone). *Bulletin de L'Herbier Boissier*, 2me série, 4(4): 249-276.
- IRION, G. & ADIS, J. 1979. Evolução de florestas amazônicas inundadas, de igapó - um exemplo do rio Tarumã-mirim. *Acta Amazonica* 9(2): 299-303.
- IRMLER, U. 1973. Population-dynamic and physiological adaptation of *Pentacalia egreja* CHAUD. (Col. Cicindelidae) to the Amazonian inundation forest. *Amazoniana* 4(2):219-227.
- IRMLER, U. 1975. Ecological studies of the aquatic soil invertebrates in three inundation forests of Central Amazônia. *Amazoniana* 3(3):337-409.
- JANZEN, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6 (2): 69-103.

- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21(3): 620-637.
- JANZEN, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23(1):1-27.
- JUNK, W.J. 1980. Áreas inundáveis - Um desafio para limnologia. *Acta Amazonica* 10(4):775-795.
- JUNK, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains. In: *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. Eds. L.B. Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev. Academic Press London. pp. 47-64.
- JUNK, W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. (1989): The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: *Proceedings of the International Large River Symposium*. Dodge D.P. (ed.). Can. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106:110-127.
- KLINGE, H. 1965. *Podzol soils in the Amazon basin*. J. Soil Sci., 16(1): 95-103.
- KUBITZKI, K. & ZIBURSKI, A. (1994): Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26(1):30-43.
- LEENHEER, J. A. & SANTOS, H. 1980. Considerações sobre os processos de sedimentação na água preta ácida do rio Negro (. Amazônia Central). *Acta Amazônica*, 10(2):343-355.
- MAIA, L.A. & PIEDADE, M.T.F. 2002a. Influence of the flood pulse on leaf phenology and photosynthetic activity of trees in a flooded forest in Central Amazonia/Brazil. *Amazoniana* 17(1-2):53-63.
- MAIA, L.M.A. & PIEDADE, M.T.F. 2002b. Influencia do pulso de inundação na fenologia foliar e conteúdo de clorofila em duas espécies da floresta de igapó da Amazônia central. *Acta Amazonica* 32(1):55-64.
- ODUM, E.P. 1971. *Ecología*. México, Nueva Editorial Interamericana 639p.
- PAROLIN, P. 2000. Seed mass in Amazonian floodplain forests with contrasting nutrient supplies. *Journal of Tropical Ecology* 16: 417-428.
- PAROLIN, P.; ADIS, J.; AMARAL, I.; SCHMIDT, H. & PIEDADE, M.T.F. 2003. Floristic composition of a floodplain forest in the Anavilhas archipelago, Brazilian Amazonia. *Amazoniana* 17(3/4): 399-411.
- PAROLIN, P.; DE SIMONE, O.; HAASE, K.; WALDHOF, D.; ROTTENBERGER, S.; KUHN, U.; KESSELMEIER, J.; SCHMIDT, W.; PIEDADE, M.T.F. & JUNK, W.J. 2004^a. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. *The Botanical Review* 70(3):357-380

- PAROLIN, P.; ADIS, J.; RODRIGUEZ, W.; AMARAL, I. & PIEDADE, M.T.F. 2004b. Floristic study of an igapó floodplain forest in Central Amazonia (Tarumá-Mirim, Rio Negro). *Amazoniana* 18(1/2): 29-47.
- PIEDADE, M.T.F. 1985 *Ecologia e biologia reprodutiva de Astrocaryum jauari Mart. (Palmae) como exemplo de população adaptada as áreas inundáveis do rio Negro*. Master thesis INPA, Manaus.
- PIEDADE, M.T.F.; PAROLIN, P. & JUNK, W.J. 2003 Estratégias de dispersão, produção de frutos e extrativismo da palmeira *Astrocaryum jauari* Mart. nos igapós do Rio Negro: implicações para a ictiofauna. *Ecología Aplicada* 2(1): 31-40.
- PRANCE, G.T. 1979 Notes on the vegetation of Amazonia. III. Terminology of Amazonian forest types subjected to inundation. *Brittonia* 31(1):26-38.
- RADAMBRASIL 1978. *Levantamento de recursos naturais. Folha SA. 20*. Manaus. Rio de Janeiro, Departamento Nacional de Produção Mineral.
- REVILLA, J.D.C. 1981. *Aspectos florísticos e fitossociológicos da floresta inundável (igapó). Praia Grande, rio Negro, Amazonas, Brasil*. Dis. de Mestrado. Manaus, INPA/FUA. 129 pp.
- REVILLA, J.D.C. 1991. *Aspécitos florísticos e estruturais da floresta inundável (várzea) do baixo Solimões, Amazonas, Brasil*. Doctoral Thesis, INPA, Manaus. Pp. 151.
- RODRIGUES, W. A. 1961. Estudo preliminar de mata de várzea alta de uma ilha do baixo rio Negro de solo argiloso e úmido. *Publicação do INPA série Botânica*, 10. 50 p.
- SCHLÜTER, U.-B. & FURCH, B. 1992. Morphologische, anatomische und physiologische Untersuchungen zur Überflutungstoleranz des Baumes *Macrolobium acaciaefolium*, charakteristisch für die Weiß- und Schwarzwasserüberschwemmungswälder bei Manaus, Amazonas. *Amazoniana* XII(1):51-69.
- SCHLÜTER, U.-B., FURCH, B. & JOLY, C.A. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia. *Biotropica* 25(4):384-396.
- SCHMIDT, G.W. 1973. Primary production of phytoplankton in the three types of amazonian waters. II. The limnology of a tropical flood-plain lake in Central Amazonia (Lago do Castanho). *Amazoniana*, 4(2):139-203.
- SCHÖNGART, J.; PIEDADE, M.F.T.; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNA, V. & WORBES, M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18:581-597.
- SIOLI, H. 1964. General features of the limnology of Amazonia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, W5(2):1053-1058.

SIOLI, H. 1965. A limnologia e sua importância em pesquisas na Amazônia. *Amazoniana*, 1(1):11-35.

SIOLI, H. 1968. Hydrochemistry and geology in the brazilian Amazon region. *Amazoniana*, 1(3):267-277.

SIOLI, H. 1975. Tropical river the Amazon. In: Whitton, B. A. ed. *River ecology*. Berkeley, Univ. of California Press. p. 461-488.

SIOLI, H. 1976. A limnologia na região amazônica brasileira. *Anais do I Encontro Nacional sobre Limnologia, Piscicultura e Pesca Continental*. Belo Horizonte. p. 153-169.

SIOLI, H. & KLINGE, H. 1962. Solos, tipos de vegetação e águas na Amazônia Brasileira. *B. Mus. Paraen. Emilio Goeldi, nova sér., Avulsa*, 1:27-41.

TAKEUCHI, M. 1962. The structure of the amazonian vegetation. VI. Igapó. *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, III, 8(7):297-304.

WALDHOFF, D. & ALENCAR, L.M. de 2000. Production and chemical composition of fruits from trees in floodplain forests of Central Amazonia and their importance for fish production. In: Junk, W.J., Ohly, J., Piedade, M.T.F. & Soares, M.G. (eds.): *The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management*. Backhuys Publishers b.V., Leiden. pp. 393-415.

WALDHOFF, D. & FURCH, B. 1999. Chemical composition of fruits and seeds from floodplain biotopes of the Pantanal do Mato Grosso near Cuiabá, Brazil, in comparison to those from similar ones of Central Amazonia. *Convergence* 1:27-41.

WHITMORE, T. C. 1975. *Tropical rain forest of the far east*. Oxford, Clarendon Press. 282 p.

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. & PIEDADE, M.T.F. 2004. The várzea forests in Amazonia: Flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest Ecol Managem.* 196:199-212.

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

WORBES, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system. Junk W.J. (ed.). *Ecological Studies* 126, Springer Verlag, Heidelberg. pp. 223-266

WORBES, M. 1983. Vegetation skundliche Untersuchungen zweier Überschwemmungswälder in Zentralamazonien - vorläufige Ergebnisse. *Amazoniana* 8(1):47-65.

WORBES, M. 1984. Periodische Zuwachszenen an Bäumen zentralamazonischer Überschwemmungswälder. *Naturwissenschaften* 71:1-157.

Tabela 1: Valores de pH e de condutividade ($\mu\text{S cm}^{-1}$) no lago do Prato (Estação Ecológica de Anavilhanas / SEMA), medidos durante 15 meses nos anos de 1981 e 1982 (dados de Jorge Luiz Nessimiam, comm. pess.).

	1981							1982							
	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	
pH	3,2	5	-	4,4	5,1	4,4	4,3	3,4	4,2	3,2	4,3	4,1	4,2	-	4,4
condutividade	11,2	10,5	11,5	8,8	8,8	8,3	10,3	9,5	10,5	9,4	9,2	10,7	9,6	-	9,9

Tabela 2: Análise química do solo de uma ilha do Arquipélago das Anavilhanas no SLP, nas porções de relevo mais alto (I) e litoral (II), durante o nível baixo das águas (A) e na fase de alagação (B), sob uma mata de igapó no ano de 1981 (Estação Ecológica de Anavilhanas / SEMA).

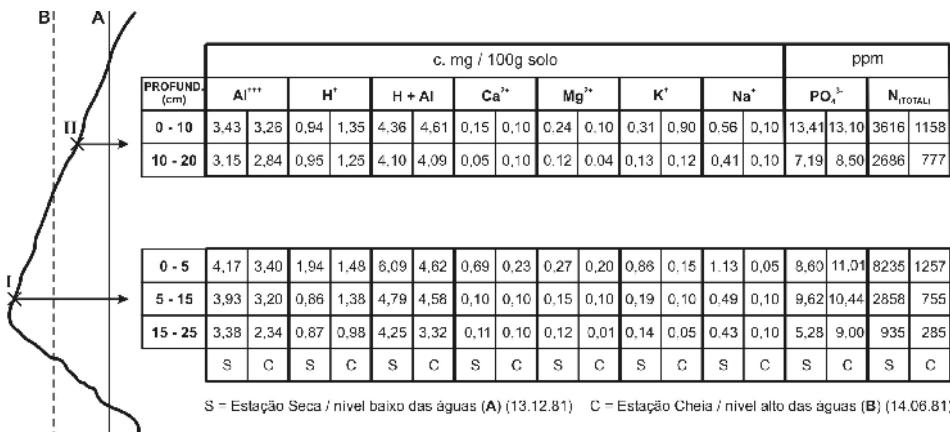


Tabela 3: Ocorrência de famílias representadas por mais de uma espécie, por área amostrada para árvore com DAP > 10 cm.

Família	Nº de espécies	
	SLP	SLM
Chrysobalanaceae	4	
Annonaceae	3	
Violaceae	2	
Leguminosae	11	17
Guttiferae	4	2
Euphorbiaceae	2	4
Lecythidaceae	2	2
Lauraceae		2
Myristicaceae		2

Tabela 4: Valores totais obtidos para famílias, espécies e indivíduos em duas ilhas do Arquipélago das Anavilhas (DAP > 10 cm) durante omês de novembro estação seca.

	Total de famílias	Total de espécies	Total de indivíduos	Nº de famílias com floração	Nº de espécies com floração	Área amostrada (m ²)
Sítio Lago do Prato (SLP)	20	41	97	5	5	2.300
Sítio Lago Miuá (SLM)	17	32	365	3	3	2.700

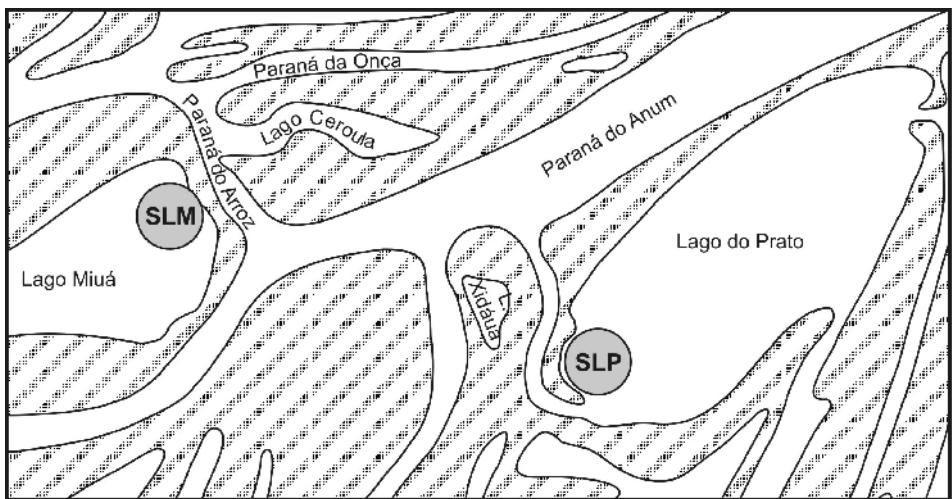


Figura 1: A Arquipélago das Anavilhas Rio Negro (AM), com a Estação Ecológica de Anavilhas / SEMA distante aproximadamente 100 km da cidade de Manaus. B Sítios amostrais próximos da Estação Ecológica Flutuante do Instituto Brasileiro de Meio Ambiente (IBAMA), sítio Lago do Prato (SLP) e sítio lago Miuá (SLM).

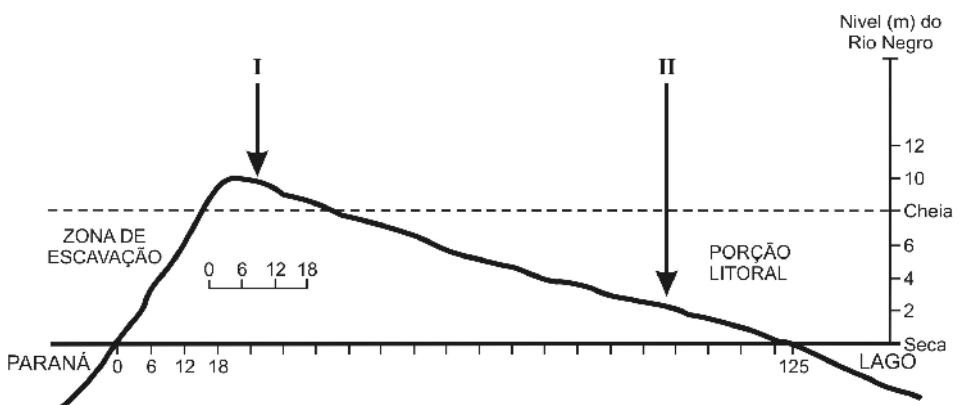


Figura 2: Perfil esquemático do relevo das ilhas do Arquipélago das Anavilhas. I e II correspondem aos pontos nos quais foi feita a coleta de solo.

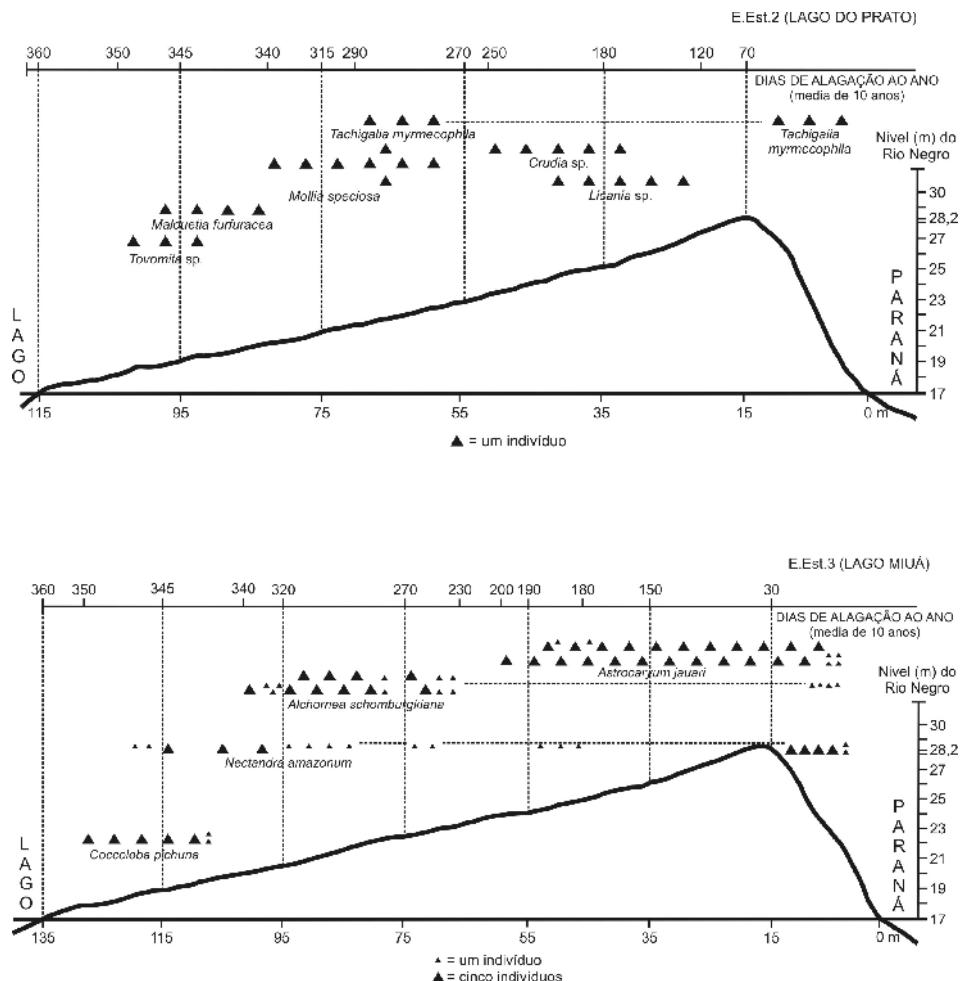


Figura 3: Substituição de espécies dominantes ao longo da topossequência insular em relação ao número diferencial de dias de alagação Ano SLP, B no SLM.

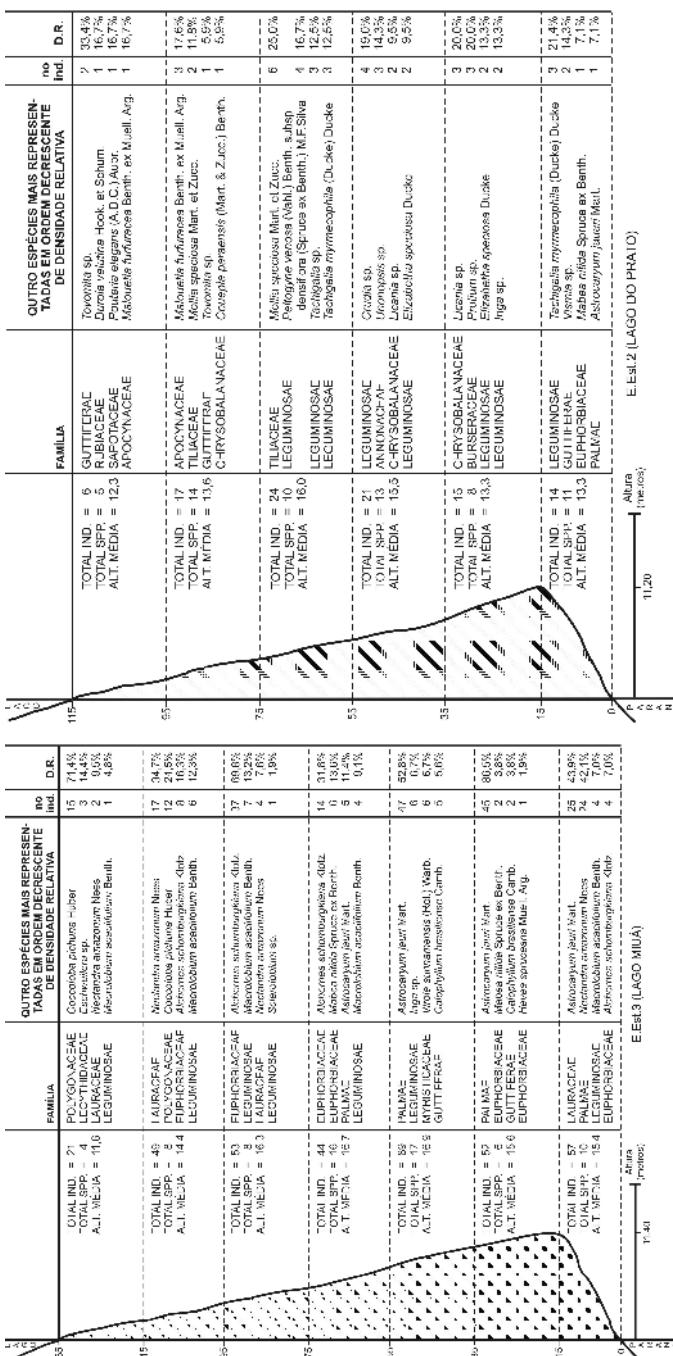


Figura 4: Densidade relativa de plantas ao longo da toposequência do sítio A Lago do Prato (SLP) e B Lago Miúá (SLM).

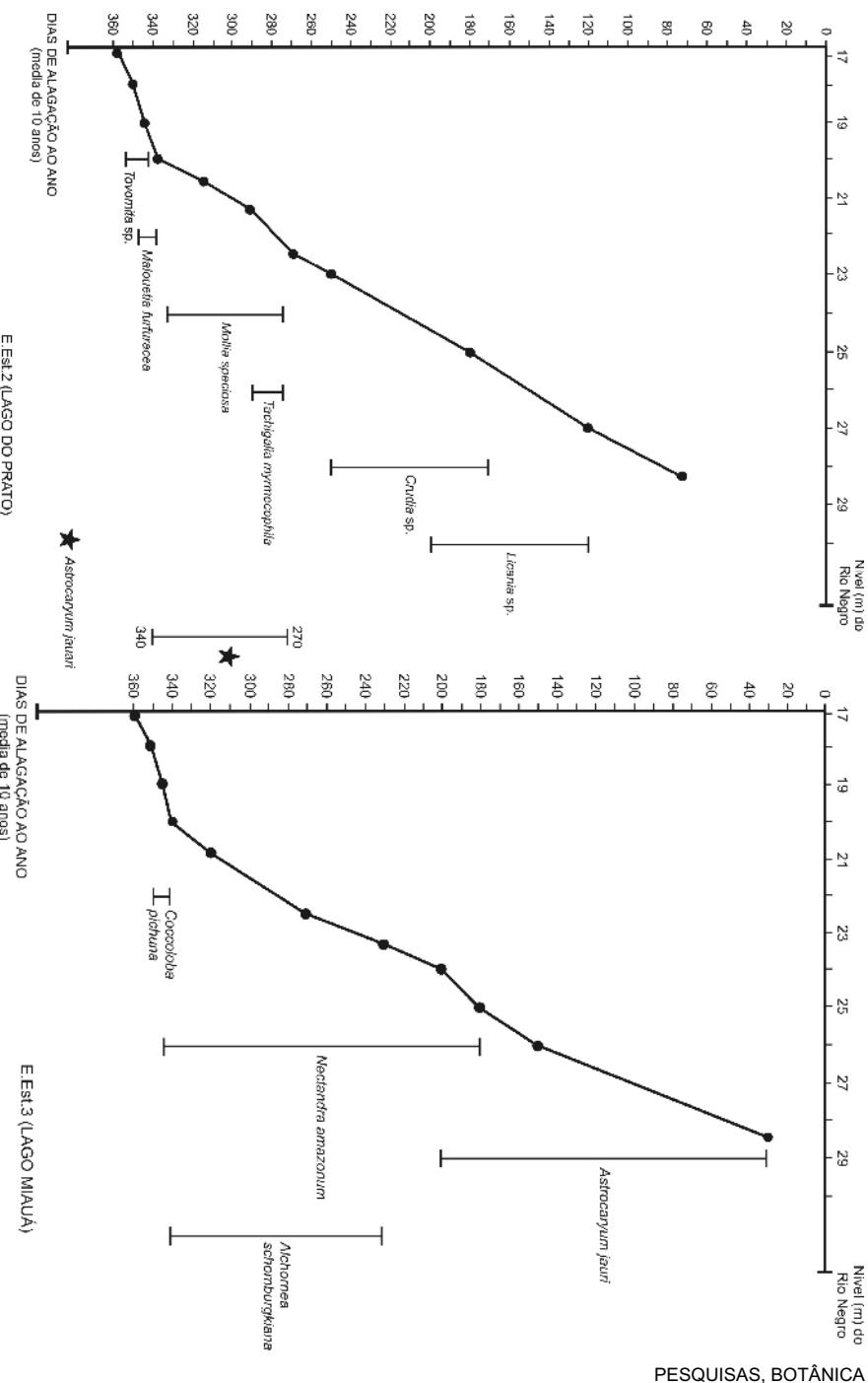


Figura 5: Amplitude de distribuição de cada espécie dominante em relação às cotas de nível do rio Negro e o número de dias de alagação aos quais cada espécie é submetida A no SLP, B no SLM.

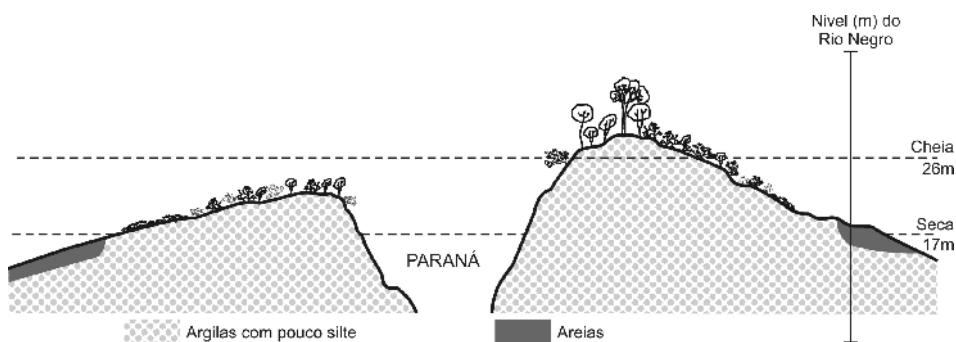


Figura 6: Colonização de ilhas no arquipélago das Anavilhas. Esquerda = ilha jovem em processo de colonização inicial. Direita = ilha em estágio seral mais avançado.