

Estrategias reproductivas de la vegetación y sus respuestas al pulso de la inundación en las zonas inundables de la Amazonía Central

M.T.F. Piedade¹, C.S. Ferreira², A.C. Franco²

(1) Instituto Nacional de Investigaciones de la Amazonía, Proyecto INPA / Max-Planck ,CP 478, Manaus, AM 69 011, Brasil

(2) Departamento de Botánica, Universidad de Brasilia, Brasilia, DF 70 904-970, Brasil

➤ Recibido el 12 de septiembre de 2009, aceptado el 16 de febrero de 2010.

Piedade, M.T.F., Ferreira C.S., Franco, A.C. (2010). Estrategias reproductivas de la vegetación y sus respuestas al pulso de la inundación en las zonas inundables de la Amazonía Central. *Ecosistemas* 19(1):52-66.

Los humedales o áreas que sufren largos períodos de inundaciones periódicas, asociadas a los grandes ríos, cubren aproximadamente el 6% de la Amazonia Brasileña. Precisamente en esta región se encuentran localizados los bosques inundados con mayor extensión y diversidad vegetal del mundo. En esos ambientes, la altura de la columna de agua puede fluctuar durante todo el año, llegando a valores promedio de hasta 10 m. La previsibilidad y duración del pulso de las inundaciones, la abrupta transición en las condiciones ambientales a lo largo del gradiente topográfico en los márgenes de los ríos principales y la intensidad de las corrientes de agua y la dinámica de los sedimentos representan una fuerte presión selectiva sobre las poblaciones de plantas y sus sistemas de reproducción. En este trabajo se examina y discute cómo el ciclo del agua influye en las estrategias de reproducción sexual y asexual que conducen a la realización del ciclo de vida de las plantas, permitiendo el mantenimiento de sus poblaciones. También se abordan las posibles restricciones sobre los procesos de germinación, el establecimiento de plántulas y la formación de bancos de semillas. Además, se indican algunas lagunas en el conocimiento existente sobre las estrategias reproductivas de la vegetación en las planicies de inundación de la Amazonia Central y se proponen líneas futuras de investigación. Se enfatiza en las especies herbáceas, debido a la gran variedad de formas de vida y estrategias reproductivas y su fuerte dinámica temporal y espacial en respuesta al ciclo hidrológico. El estudio de la vegetación de los ambientes inundados presentados aquí es relevante, especialmente, debido a los efectos previstos en las poblaciones de estas comunidades ante los escenarios de cambio climático previstos para la Amazonia.

Palabras clave: germinación, plántulas, reproducción sexual, reproducción asexual, sucesión.

Piedade, M.T.F., Ferreira C.S., Franco, A.C. (2010). *Ecosistemas* 19(1):52-66.

The wetlands associated with great rivers cover about 6% of the Brazilian Amazon, being considered the most extensive and, in terms of flora, the most diverse wetland forest of the world. These environments are subjected to extended periods of flooding, when the height of the water column may fluctuate throughout the year an average of up to 10 m. The predictability, the length of the flood pulse, the abrupt transition in the environmental conditions along the topographic gradient on the banks of major rivers in Central Amazonia and the powerful water and sediment dynamics impose a strong selective pressure on plant populations and on reproductive systems. In this study we examine how the hydrological cycle influences the strategies of sexual and asexual reproduction that lead to the completion of the life cycle and the maintenance of plant populations. Possible constraints to seed germination, seedling establishment and formation of seed banks are also covered, as well as gaps in knowledge of reproductive strategies of the vegetation in floodplains of Central Amazonia. The emphasis is on herbaceous species because of the variety of life forms and reproductive strategies and their strong spatial and temporal dynamics in response to the hydrological cycle. The study of the vegetation of the Amazonian floodplains is even more relevant considering the expected impacts on the populations of these plant communities, if the climate change scenarios predicted for the Amazon become a reality. We conclude by proposing future research directions.

Keywords: asexual reproduction, ecological succession, germination, seedlings, sexual reproduction.

Introducción

El sistema de drenaje de la cuenca del Amazonas es de tal magnitud que moviliza cerca del 20% de toda el agua dulce vertida en los océanos del mundo. El río Amazonas forma a lo largo de su recorrido, extensos humedales, que también se evidencian en sus grandes afluentes, cubriendo estos ambientes alrededor de 300.000 km² (Junk, 1993). Los bosques de llanura de inundación, asociados a los principales ríos, son ambientes con condiciones extremas de inundación, que imponen a la comunidad vegetal períodos anuales de inundación de más de 200 días, en virtud de una columna de agua que llega a un promedio de 10 m (Junk et al., 1989).

La regularidad y la previsibilidad de las inundaciones en la Amazonía es lo que caracteriza el 'pulso de inundación' en estos ambientes (Junk et al., 1989), generando ecosistemas inundados estacionalmente. Este hecho provoca que a lo largo del año, las plantas necesitan interrumpir su ciclo de vida entre una fase acuática (temporada de inundaciones), seguida de una fase terrestre (reflujo o estación baja). Así, el pulso de inundación ejerce una fuerte influencia en la dinámica de la vegetación y composición florística de estas áreas (Worbes et al., 1992; Wittmann et al., 2002).

Los patrones de frecuencia, duración e intensidad de las inundaciones son los factores que determinan qué especies germinan, se establecen y se reproducen en cada nivel del gradiente formado por la inundación (Junk et al., 1989; Waldhoff et al., 1998; Wittmann y Parolin, 1999; Parolin, 2000; Piedade et al., 2000). Así, la distribución de las especies en los humedales se produce en un gradiente ascendente de elevación del terreno. Desde las orillas del río hasta las zonas más altas o superiores, cerca de la zona de tierra firme o boscosa, observándose cambios en la estructura de la vegetación, con una clara zonación de las especies que son substituidas en función de las alteraciones de las condiciones ambientales (Wittmann et al., 2002; 2006). Las partes superiores del gradiente topográfico son cubiertas por bosques, mientras que las zonas inferiores, inundadas durante ocho a nueve meses, son colonizadas por plantas herbáceas anuales o perennes. En las zonas de borde de las llanuras inundadas hacia las aguas abiertas predominan las macrófitas fijas al sustrato y, posteriormente, otras macrófitas de libre flotación.

Esta estructura de mosaico de la vegetación resulta en diferentes estrategias de propagación empleadas para garantizar la perpetuación de las especies en los diferentes niveles del gradiente de inundación. El presente trabajo examina los estudios sobre la reproducción y propagación realizados en especies que colonizan las áreas inundadas de la Amazonia Central, con énfasis en las *várzeas*, que son los ambientes inundables más estudiados. Se destaca como la estacionalidad del ambiente influye en las estrategias de reproducción sexual y asexual. Se postula que esas estrategias se fijaron para minimizar o evitar los probables riesgos de extinción resultado de la inestabilidad del ambiente. Los posibles condicionantes a los procesos de germinación, establecimiento de plántulas y formación de bancos de semillas también son abordados. Finalmente se ha hecho un esfuerzo por indicar los vacíos existentes en el conocimiento de las estrategias reproductivas de la vegetación de áreas inundadas de la Amazonía Central, así como también algunas propuestas hacia donde dirigir futuras investigaciones en estos ecosistemas.

Características de las llanuras aluviales del Amazonas

Los humedales asociados a los grandes ríos cubren aproximadamente el 6% de la Amazonía brasileña y constituyen la mayor parte de los bosques de llanura de inundación del mundo (Junk, 1993). Además de contribuir a la regulación del ciclo hidrológico regional, los bosques de inundación son importantes para minimizar los peligros de la erosión y las inundaciones (Yuyama, 1993). Estos bosques generalmente son clasificados conforme a su fertilidad. Los humedales inundados por los ríos de aguas blancas son llamados de *várzeas* (**Fig. 1 A**) y corresponden al 4% (200 000 km²) de la región amazónica brasileña. Estos sistemas son fértiles, con un pH cercano a la neutralidad. Los ríos asociados a estas áreas llevan muchos sedimentos en suspensión, debido a que en su gran mayoría nacen en la cordillera de los Andes y la región pre-andina. Cuando los humedales son inundados por ríos de aguas negras o claras reciben el nombre de *igapós* (**Fig. 1B**) y en este caso ocupan el 2% de la Amazonía brasileña (2%; 100 000 km²). Los ríos de aguas negras se originan en las zonas geológicamente antiguas y erosionadas del escudo de las Guayanas y de la región Central de Brasil. Esos ríos drenan regiones de suelos arenosos, pobres en nutrientes, intercalados con playas de arena (ver **Fig. 4B**). Sus aguas son ácidas, pobres en nutrientes inorgánicos y ricas en material orgánico diluido, sobre todo ácidos húmicos y fúlvicos, con pH ácido, oscilando entre cuatro a cinco (Klinge y Ohly, 1964; Prance, 1978; Junk y Fürch, 1980; Fürch, 1984; Junk, 1984).

A



B



Figura 1. Amazonía Central. (A) Bosques inundados por los ríos de aguas blancas (várzea); (B) Bosques inundados por los ríos de aguas negras (igapó).

La inundación de los bosques de tierras bajas y los humedales se produce cada año y puede durar hasta siete meses consecutivos. Durante este período, la columna de agua aumenta su altura en un promedio de 10 m (Junk et al., 1989). Bajo tales condiciones, muchas plántulas y árboles quedan completamente sumergidos por un período prolongado. En las tierras bajas, las aguas que invaden las llanuras transportan cantidades apreciables de sedimentos en suspensión, que se depositan en la superficie de las tierras marginales. Este fenómeno promueve la renovación cíclica de estos suelos, lo que explicaría su alta fertilidad (Sioli, 1951; Irion et al., 1983).

El pulso de inundación y la diversidad de especies vegetales

La magnitud de los ciclos anuales de inundación y la reducción de los niveles de agua o eventos de sequía y la persistencia de estos eventos en el tiempo geológico, conduce a la inestabilidad de este tipo de ecosistemas, siendo responsable de la presencia de organismos altamente adaptados a estos ambientes (Junk et al., 1989). Las alteraciones periódicas tanto de una fase terrestre como de una fase acuática, representan la presión ambiental más importante para las especies vegetales que ocupan estos ambientes y, normalmente, una de estas fases es la más desfavorable o incluso crítica para el mantenimiento de la población. Durante la fase favorable del ciclo hidrológico, las especies necesitan recuperarse de las pérdidas sufridas por la población durante la etapa desfavorable (Piedade y Junk, 2000). A pesar de que estos ecosistemas poseen características ambientales extremas, lo que restringe el establecimiento de muchas especies vegetales, los bosques de las llanuras inundadas del Amazonas, con más de 900 especies de árboles identificados, son los más diversos del mundo (Ferreira y Prance, 1998; Wittmann et al., 2002; 2006), con un gran número de especies endémicas (Wittmann et al., 2002). En el río Amazonas/Solimões, cerca de Manaus, 388 especies herbáceas, pertenecientes a 182 géneros, fueron colectadas e identificadas (Junk y Piedade, 1993a; 1993b). Algunos autores postulan que la alta resiliencia de este tipo de vegetación se traduciría en una baja tasa de extinción (Ab'Saber, 1988).

La estrecha relación de la llanura inundable de la Amazonía Central, con los grandes y permanentes cuerpos de drenaje, formados por los principales ríos de esa cuenca hidrográfica, son importantes para la composición de especies y el mantenimiento de la diversidad biológica. La alta diversidad de especies vegetales en estos ambientes se mantiene a través de la capacidad de recuperación de las especies después de los eventos catastróficos, a través de recolonización por propágulos de otras áreas, incluso después de las sequías (Junk, 2000), por la recolonización local por órganos vegetativos de las poblaciones residentes locales o por el banco de semillas.

El pulso de inundación y la zonificación de la vegetación

Las corrientes de agua y la erosión provocada por las mismas son los principales factores de perturbación que influyen en las diferentes etapas de la sucesión en los humedales. Lagos de áreas inundadas aislados ó humedales con cargas más pequeñas de deposición de sedimentos tienen un proceso de sucesión lenta y gradual, mientras que, en zonas de deposición arenosa o en las regiones planas y fangosas los procesos son más dinámicos y con frecuencia reversibles (Piedade y Junk, 2000). Por lo tanto, la vegetación debe tener mecanismos de reproducción y establecimiento múltiples y eficientes para asegurar el éxito en la colonización.

La estratificación del componente vegetal a lo largo del gradiente del bosque inundado en el Amazonas, especialmente las *várzeas*, está bien documentado (Junk, 1989; Worbes et al., 1992; Wittmann et al., 2002; 2006) y presenta una clara sustitución de las especies en función de las características de las inundaciones en cada posición del relieve (**Fig. 2 A, B**). En las zonas cerca de Manaus, los humedales situados en tierras con una altura superior a 22 metros sobre el nivel del mar (msnm), son colonizados por bosques bien establecidos y que toleran menos de 230 días de inundación aproximadamente. Arbustos tolerantes a las inundaciones por períodos de hasta 270 días pueden colonizar la cota de 20,5 msnm. Entre 20,5 y 19,5 msnm hierbas y pastos perennes son las especies dominantes, mientras que por debajo de 19,5 msnm herbáceas anuales pueden colonizar el terreno que se encuentra expuesto al aire durante únicamente unas pocas semanas cada año. Inclusive los bancos de arena por debajo de 16 msnm, que están expuestos durante sólo unas pocas semanas y periodos irregulares cada dos o tres años, son inmediatamente colonizadas, durante el período de sequía estacional, por herbáceas terrestres o semi-acuáticas a partir del banco de semillas depositado en los sedimentos. Macrófitas acuáticas, algas e perifiton son las formas dominantes de plantas que crecen durante la fase acuática anual del ciclo (Klinge et al., 1995; Piedade et al., 2001). De ese modo, mientras las especies arbóreas y herbáceas terrestres están fijadas al sustrato durante el ciclo anual de inundación, la vegetación acuática flotante es transportada durante el ascenso y el descenso del nivel de las aguas, lo cual influye fuertemente en la entrada y salida de materia y energía a lo largo del gradiente de inundación.

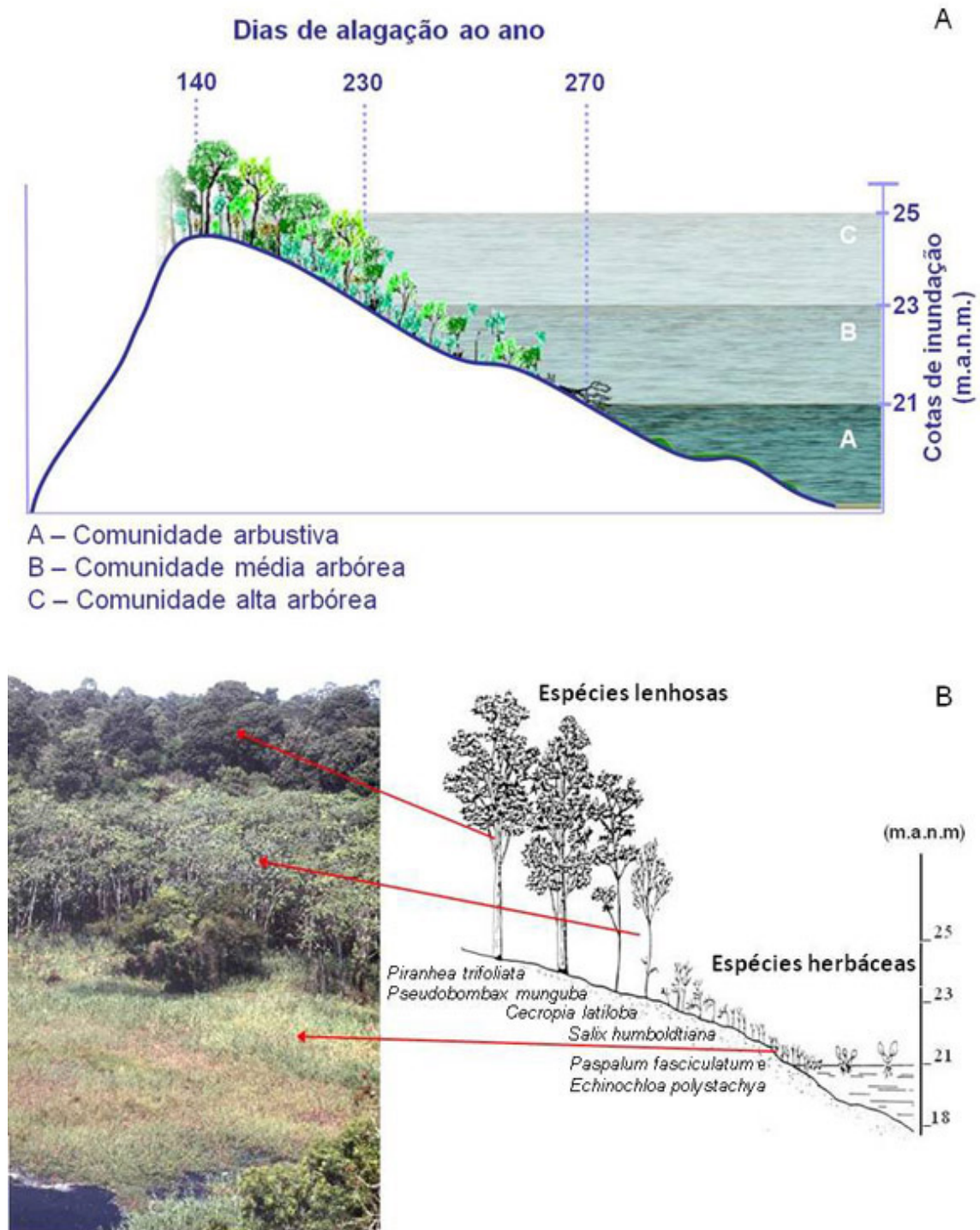


Figura 2. Perfil esquemático del gradiente de inundación en el bosque de tierras inundadas, várzea, mostrando la distribución de las comunidades vegetales (A) y la zonación o distribución de las especies (B), en función de la duración del período de inundación y de la altura de la columna de agua. Adaptado de Junk (1983) y Junk (1997). (Composición del esquema A: Robson Rodrigues; esquema B: Pia Parolin).

Por otra parte, el proceso y las tasas de erosión y de deposición pueden variar significativamente en función de la estructura y el volumen de la vegetación que intercepta el flujo del agua, especialmente, su sistema radicular (Wittmann y Parolin, 2005). La resistencia mecánica de las especies leñosas pioneras y la elevada resiliencia de las especies herbáceas desempeñan un papel fundamental en la estratificación de la comunidad vegetal al modificar, mantener o crear nuevos hábitats en esos ambientes (Corenblit et al., 2009). Esta estrecha interacción entre las comunidades pioneras y su entorno puede, por lo tanto, modificar las presiones selectivas y, con eso, afectar los procesos de sucesión vegetal a diferentes escalas espaciales y temporales, lo que resulta en una gran diversidad de hábitats a lo largo del cauce del río.

Entre las especies de hierbas acuáticas de la llanura inundada amazónica, apenas cinco (1%) se clasifican como dominantes, formando grupos monoespecíficos (Junk y Piedade, 1993a). Entre ellos están las hierbas acuáticas *Echinochloa polystachya* y *Paspalum fasciculatum* cuya propagación es predominantemente vegetativa, a través de rebrotes en las capas superiores del suelo, lo que acelera los procesos de sedimentación, ayudando a estabilizar el sustrato por la retención de partículas de suelo durante el descenso del agua, previene la erosión y promueve las primeras etapas del proceso de sucesión en los humedales de llanura Amazónica (Piedade et al., 2005). Por esta razón, *E. polystachya* y *P. fasciculatum* son importantes componentes estructurales de esos ambientes, precediendo a especies de árboles pioneros como *Salix humboldtiana* y *Cecropia latiloba* (Worbes et al., 1992) (**Fig. 2B**). Esas gramíneas acuáticas se podrían considerar como 'las especies ingenieras' (Jones et al., 1994), por su capacidad para modificar el entorno físico que les rodea y para modular la disponibilidad de los recursos.

En los bosques inundados, los pocos estudios comparativos realizados indican la presencia de componentes distintos en la flora que coloniza la parte más alta del gradiente, menos tiempo inundada, en relación con la parte inferior. Esos ambientes son denominados como *igapó alto* e *igapó bajo* respectivamente (Ferreira, 1998; 2000; Ferreira y Prance, 1998). Sin embargo, no existe una clasificación específica detallada para estas áreas. El pH ácido y los bajos niveles de nutrientes de los *igapós* restringen la presencia de la vegetación herbácea (**Fig. 4 A**). Además, la alta conductividad hidráulica y la baja capacidad de retención de agua en los suelos arenosos de estos ambientes pueden exponer a las plantas a un pronunciado déficit hídrico en el terreno, cuya duración dependerá exclusivamente de los patrones locales de precipitación (Junk y Piedade, 1997; Piedade et al., 2001).

La reproducción de herbáceas en la várzea del río Amazonas: interacciones entre la dinámica estacional y espacial de la población, los bancos de semillas y la propagación vegetativa.

En el contexto de este estudio, vamos a utilizar el término "herbáceas" para definir a las especies no leñosas que colonizan las llanuras inundadas de la Amazonia Central, incluyendo no sólo a las hierbas, sino también los macrófitos acuáticos. Aunque las plantas herbáceas se pueden dividir en acuáticas y terrestres, muchas de ellas poseen caracteres o rasgos que les han permitido su adaptación para las dos fases del ciclo hidrológico. Los estudios de plantas herbáceas en la Amazonía se concentran en las zonas de llanura de inundación, donde se puede encontrar una gran diversidad de especies y de formas de vida, adaptadas a la dinámica del ciclo anual de inundaciones (Piedade et al., 2001). La ocurrencia y distribución de herbáceas acuáticas depende de la duración de las fases acuática o terrestre anual, la estabilidad física del hábitat, las tasas de sedimentación y la erosión, la acción de las corrientes y las olas, los procesos de sucesión natural y la acción humana (Junk y Piedade, 1997; Piedade y Junk, 2000).

Las plantas acuáticas herbáceas tienen una amplia variación en la distribución espacial y el porcentaje de cobertura de la superficie de los humedales a lo largo del año. El aumento de la tasa de crecimiento y la colonización del espacio están relacionados con la disponibilidad de hábitats y también de los nutrientes, que incrementan con la inundación y alcanzan su punto máximo entre los meses de mayo y julio (Junk y Piedade 1997). En estos meses las llanuras alrededor de los cuerpos de agua se encuentran totalmente inundadas (**Fig. 3**), lo que favorece la ampliación del área cubierta por herbáceas flotantes (**Fig. 3 B**), pudiendo llegar éstas a ocupar más del 70% de las áreas abiertas de los lagos de la llanura inundada (Bayley, 1989). La incorporación de la biomasa de herbáceas acuáticas es muy alta, así como su productividad primaria neta, que puede variar entre 2400 y 3500 g.m⁻² por año, en función de la duración de la temporada de inundaciones (Silva et al., 2009), el tiempo disponible para el crecimiento y del ciclo de vida de las plantas (Junk y Piedade, 1993a; 1993b). Con el descenso del nivel de las aguas, la descomposición de las plantas (**Fig. 3 C**), que crecieron durante la fase acuática contribuye a mejorar el estado nutricional de las llanuras inundadas, y también del bosque inundable (Piedade et al., 1991; 1997).

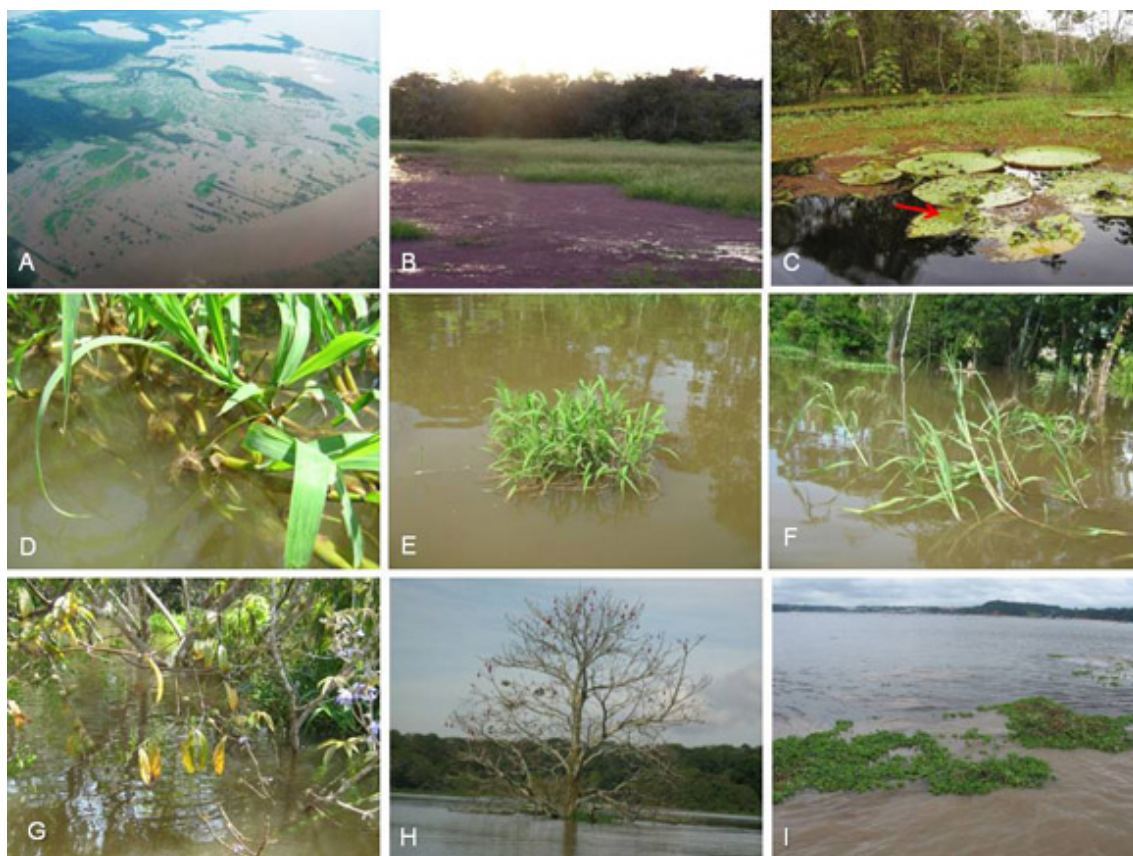


Figura 3. Bosques de várzea: (A) vista aérea de la llanura inundada en las riberas del río Amazonas, se observa la vegetación de herbáceas acuáticas (verde clara) que colonizan las áreas abiertas y los bordes del bosque (verde oscuro); (B) lago formado en el interior del bosque, con su área ocupada predominantemente por especies del género *Azolla* y gramíneas; (C) descomposición de las hojas de *Vitoria amazonica* (indicada con una flecha de color rojo) al inicio del período de descenso de las aguas. La especie es anual o bianual y rebrota durante la inundación, a partir de rizomas fijos en el suelo; (D) tallo de *Paspalum repens* con función reproductora; (E) forma libre flotante de *Paspalum repens*; (F) forma enraizada al sedimento de *P. fasciculatum*; (G) *Psidium* sp. y (H) *Pseudobombax munguba*, deciduos, ambos con frutos en el período de máxima inundación; (I) migración de *Pistia stratiotes* a lo largo del río Solimões, conducida por la corriente de agua.

La baja tolerancia a la sombra es una característica importante de las herbáceas acuáticas Amazónicas, por lo que su presencia mayoritaria se produce después del borde de la planicie de inundación, en dirección hacia las aguas abiertas. Por ser exigentes de nutrientes, son buenos indicadores de las condiciones ecológicas presentes en un hábitat determinado. Adicionalmente, debido a que los ciclos de vida de las especies herbáceas son relativamente cortos y a que poseen un crecimiento rápido, estas plantas ocupan una amplia gama de ambientes, extendiéndose desde los ambientes de aguas abiertas, puramente acuáticos, hasta ambientes con diferentes niveles de saturación de agua, expuestos gradualmente a medida que la columna de agua disminuye. Muchas especies se distribuyen en las partes más profundas de la zona de transición acuática-terrestre (ATTZ, Junk et al., 1989), formando así una interfase entre las zonas limnéticas y la planicie de inundación (Esteves, 1988). La ATTZ se configura como zona bastante efímera de sustrato que solamente queda disponible cuando el nivel del agua es tan bajo, que limita el período de tiempo que estas especies tienen disponible para germinar y completar su ciclo de vida.

Por ocupar ambientes sometidos a perturbaciones naturales y antropogénicas, las plantas herbáceas de las llanuras de inundación del Amazonas han desarrollado múltiples adaptaciones y estrategias de germinación, establecimiento y crecimiento. Además de la reproducción sexual, especies de libre flotación de los géneros *Salvinia*, *Azolla*, *Ricciocarpus* o *Najas* se reproducen por fragmentación. *Pistia stratiotes* y *Limnobium stoloniferum* por propagación clonal. *Ceratopteris pteridoides* se reproduce por gemiparidad. Otras gramíneas o pastos se regeneran por ahijamiento. Sin embargo, en las llanuras de inundación de la Amazonia Central, donde el número de especies es muy alto, la mayoría de las especies acuáticas tienen ciclos de vida cortos y ocupan zonas bajas del gradiente de la inundación, expuestas poco tiempo a un nivel de agua bajo. Para ese grupo de especies la dependencia de los bancos de semillas en los sedimentos es grande y muy importante (Junk, 2005). Además, su germinación debe ser rápida porque el tiempo disponible para su establecimiento y para completar su ciclo de vida puede ser de tan sólo un mes o menos.

El banco de semillas refleja la cantidad de propágulos producidos y acumulados en el tiempo, tanto a nivel local y de otras áreas transportados por el agua y el viento. Durante el período de aguas bajas las especies herbáceas anuales, cubren las porciones más bajas de las llanuras inundadas, especialmente en las vegas fértiles (*várzeas*). Su propagación se da por semillas cuya longevidad dentro de los sedimentos encharcados y anóxicos es desconocida (Piedade y Junk, 2000). El tiempo disponible para germinar y completar su ciclo de vida debe ser inferior a un mes, período máximo sin agua cubriendo el sustrato sobre el cual ellas se establecen. Sin embargo, en estos ambientes puede haber también temporadas de sequía menos intensas que pueden dejar el sustrato sumergido durante períodos multianuales, favoreciendo a las semillas capaces de sobrevivir mucho tiempo y con períodos de latencia prolongados.

Por otra parte, la profundidad a la que las semillas están enterradas o cubiertas por la deposición de sedimentos puede ser de gran importancia, ya que la mayoría de especies no pueden germinar y establecerse durante las inundaciones y, los procesos de erosión y sedimentación son muy dinámicos, especialmente en las llanuras de inundación a lo largo de los ríos principales. En este sentido, las semillas que se encuentran a profundidades mayores en el suelo también estarán más protegidas de las fluctuaciones diarias de temperatura, pero esto puede implicar también una reducción de las tasas de germinación (Grime et al., 1981).

A pesar de las restricciones impuestas por las alteraciones cíclicas mencionadas anteriormente, las plantas herbáceas producen un gran número de semillas, que se acumulan en el suelo y permanecen viables. Los pocos estudios realizados en las zonas de humedales de la Amazonía indican que el banco de semillas puede ser de gran magnitud. Junk y Piedade (1997) encontraron hasta 10.000 plántulas m⁻² de especies herbáceas en sedimentos expuestos en el lago Camaleón cerca de Manaus. Debido a su pequeño tamaño, las semillas de esas especies son también transportadas en gran cantidad por los ríos, colonizando rápidamente los bancos de sedimentos recientemente expuestos (Junk y Piedade, 1997).

Muchas de las semillas que se mantienen durante mucho tiempo en el banco de semillas posiblemente invierten en latencia debido a su ciclo de vida corto, están sincronizadas con un determinado nivel bajo de agua y disponen de poco tiempo, aproximadamente un mes, para el crecimiento, la reproducción y la senescencia de las plantas. En un estudio reciente, D'Angelo (2009), evaluó la colonización y el banco de semillas disponibles en los sedimentos expuestos de una isla con 15 años de edad en una formación de una llanura de inundación en la Amazonía Central, en la cuenca del río Solimões. La autora concluyó que se había formado un banco de semillas persistente (Thompson y Grime, 1979), con las semillas viables de 31 especies herbáceas pertenecientes a siete familias (*Cyperaceae*, *Poaceae*, *Onagraceae*, *Scrophulariaceae*, *Pteridaceae*, *Loganiaceae* y *Sphenocleaceae*). De ese banco fue posible obtener un número grande de plántulas, especialmente, pertenecientes a las ciperáceas y a las gramíneas. A pesar de que la latencia en muchas especies herbáceas es fisiológica, en algunas especies de Ciperaceas la germinación retardada y la persistencia en el suelo puede estar relacionada con la espesura y la permeabilidad cotiledonar (Leck y Schutz, 2005).

Muchas especies combinan los mecanismos de reproducción sexual con alternativas de propagación vegetativa para garantizar el éxito reproductivo. En *Pistia stratiotes*, una especie flotante, además de dos picos de reproducción sexual, se ha observado que presenta propagación vegetativa por estolones (Junk y Howard-Williams, 1984). Así, la especie maximiza las posibilidades de la ocupación del medio ambiente y su continuidad en el, posiblemente a través de la latencia de las semillas. Incluso las especies herbáceas con ciclo de vida semi-acuático, como *E. polystachya* y *Paspalum repens* (**Fig. 3 D, E**), o aquellas cuyo ciclo se establece en el suelo, como *P. fasciculatum* (**Fig. 3 F**), y tienen multiplicación vegetativa como principal mecanismo de reproducción también producen abundantes semillas.

En *E. polystachya* se producen nuevas hojas en el ápice de la planta que se mantienen por encima de la superficie del agua, mientras que las hojas de los nudos en inmersión mueren y en su lugar se forman raíces adventicias. A medida que el nivel del agua baja, los tallos quedan expuestos, pierden sustentación y, finalmente, colapsan y mueren. Nuevos tallos se forman en los nudos de los tallos colapsados, enraizados en el sedimento. Por lo tanto, cada tallo nuevo formará una nueva planta. La producción de semillas, por otra parte, se produce y es más intensa durante los meses que anteceden el máximo nivel de las aguas durante la inundación (Piedade et al., 2001). *Paspalum fasciculatum* crece principalmente en la fase terrestre, produciendo también una gran cantidad de semillas antes de la inundación. Esta especie tiene como principal característica la latencia de los tallos durante la inmersión (Conserva y Piedade, 2001). Otra especie, *Paspalum repens*, pasa por un período de crecimiento paralelo al aumento del nivel de las aguas durante la inundación y, eventualmente, se puede desprender del sustrato y flotar (**Fig. 3 D, E**). De esta manera mantiene una parte del dosel por encima del nivel del agua con una rápida expansión debido a una intensa ramificación y producción de nuevos tallos que favorecen la producción de semillas durante el período de máxima inundación (Junk, 1970; Engle et al., 2008). En todos los casos citados aquí, se cree que la producción de semillas está destinada a garantizar tanto la variabilidad genética, como la colonización de nuevos ambientes. La propagación vegetativa actuaría más en el sentido de aumentar la densidad local de esas especies o para sustituir o restaurar las poblaciones que son eliminadas debido a eventos extremos o catastróficos.

Estrategias reproductoras de especies de árboles

Aunque la reproducción sexual es la estrategia dominante entre las especies terrestres y, especialmente entre las plantas leñosas (**Fig. 3 G, H**), hay especies que colonizan las etapas iniciales de la sucesión en las llanuras inundadas de la Amazonia, como por ejemplo, *Salix martiniana* (Oliveira, 1998), que dependen de mecanismos adicionales de propagación vegetativa para garantizar el éxito reproductivo, compensando el riesgo de la reproducción por semillas en un entorno sujeto a una fuerte dinámica del agua y los sedimentos.

En las llanuras inundadas Amazónicas, después de la maduración de frutos, que ocurre durante la inundación, las semillas caen al agua y pueden flotar y / o permanecer sumergidas durante varias semanas, según lo observado en *Aldina latifolia*, *Campsiandra comosa*, *Cecropia latiloba*, *Crateva benthami*, *Mora paraensis*, *Nectandra amazonum*, *Senna reticulata*, *Swartzia polyphylla*, *Vatairea guianensis* y *Vitex cymosa* (Kubitzki y Ziburski, 1994; Haugaasen y Peres, 2005). Parolin y Junk (2002) verificaron que las semillas de estas especies, cuando permanecen continuamente sumergidas, pueden permanecer viables hasta dos meses. Estos resultados contrastan con la mayoría de los ya registrados y reportados para las plantas terrestres, donde las semillas pierden rápidamente viabilidad durante la inmersión (Hook, 1984; Parolin 2001a).

La activación de los procesos fisiológicos necesarios para la germinación requiere un suministro adecuado de oxígeno y la inundación limita su disponibilidad para el embrión e impide la germinación o mantiene en latencia a muchas especies (Kozlowski, 1997; Kozlowski y Pallardy, 1997). Además, la deficiencia en la disponibilidad de oxígeno está acompañada de cambios en los niveles de dióxido de carbono (CO₂), la solubilidad de minerales, un aumento de la descomposición anaeróbica de la materia orgánica y una reducción del potencial redox del suelo que potencia la acumulación de muchos compuestos potencialmente tóxicos (McKee y McKevlin, 1993; Bailey-Serres y Voesenek, 2008; Parolin, 2009). En general, la emergencia de las plántulas de las especies arbóreas sólo se producirá con el retroceso y/o el descenso del nivel de las aguas, cuando las condiciones del sustrato se vuelven favorables para la germinación y el crecimiento de las plántulas. En contraste con las especies herbáceas, parece que las especies arbóreas no forman bancos de semillas persistentes. *Cecropia latiloba*, es una excepción a ese proceso; sus semillas permanecen viables durante tres a cinco años (Kubitzki y Ziburski, 1994).

Sin embargo, las observaciones de campo indican que los árboles de los humedales fértiles, (i.e. várzeas) o los de baja fertilidad (i.e. igapós), forman extensos bancos de plántulas (**Fig. 4 D, E**), que garantizarían la regeneración a largo plazo y el mantenimiento de sus poblaciones. Los estudios realizados en condiciones experimentales indican que las plántulas de algunas especies tienen la capacidad de sobrevivir varios meses totalmente inmersas en la columna de agua (Parolin, 2002; Parolin y Junk, 2002; Ferreira et al., 2007; 2009), mientras que otras, como *Senna reticulata*, no soportan los períodos prolongados de inmersión (Parolin, 2001b). Existen algunas evidencias que sugieren que la diversidad de plántulas también varía a lo largo del gradiente de inundación (Oliveira-Wittmann et al., 2007a).



Figura 4. Bosques de igapó: vista aérea del bosque a lo largo del río Negro (A) durante el inicio de la fase terrestre, evidenciando la ausencia de herbáceas acuáticas; (B) suelo arenoso expuesto durante el período de aguas bajas, colonizado por arbustos tolerantes a la inundación; (C) Plántula germinada en el agua; (D) germinación del banco de semillas en el interior del bosque después del descenso de las aguas; (E) Vista de las plántulas en el proceso de establecimiento y crecimiento durante el período terrestre en un bosque de igapó bajo, aproximadamente un mes después del descenso de las aguas (Foto: M. Haridasan).

Algunas especies de árboles de la Amazonia central son capaces no sólo de germinar, sino también de formar plántulas aún en el agua (Fig. 4 C), como se ha observado en *Himatanthus sucuuba* (Ferreira et al., 2007), *Pseudobombax munguba* y *Laetia corimbulosa* (Oliveira-Wittmann et al., 2007b) en los bosques de tierras bajas. Esa estrategia les confiere una mayor velocidad en el establecimiento de plántulas cuando se inicia el período terrestre (Ferreira et al., 2009). Esto es particularmente importante para las especies que habitan en las llanuras de inundación de la Amazonía, ya que tienen un tiempo muy corto (en promedio tres meses antes de la próxima inundación) para germinar y asegurar la permanencia en esos ambientes. Además, algunas especies como *Carapa guianensis*, cuyas semillas flotan en el agua, muestran una gran variación en relación con la latencia fisiológica cuando las semillas se colocan en estas condiciones (Scarano et al., 2003). Algunas semillas de esta especie entran en letargo cuando se les permite flotar, permaneciendo viables inclusive después de dos meses en esas condiciones, mientras que otras semillas germinan y otras forman plántulas aún en el agua. Los autores de este estudio concluyeron que esta capacidad para presentar diferentes estrategias para su establecimiento podría contribuir en la amplia distribución geográfica de esta especie. Sin duda, esta multiplicidad de estrategias reproductivas en la misma especie es altamente adaptativa en ambientes inestables, como las llanuras de inundación de la Amazonía.

Consideraciones finales

Una de las características de los pulsos de inundación en estos ambientes es que homogeneizan las características limnológicas, físicas y químicas de los cuerpos de agua contiguos, incrementando la conectividad, especialmente durante el período de inundación (Thomas et al., 2007). El agua, a su vez, dispersa semillas de algunas especies de árboles de los bosques inundados, llevando también otros tipos de órganos, como los tallos y cuerpo de plantas herbáceas (Fig. 3 I). Por lo tanto, la conectividad es también un vehículo para la homogeneización de la vegetación de los humedales.

Además del importante papel del agua en la dispersión de las semillas en zonas inundadas, el ciclo hidrológico es la variable ambiental responsable de la composición de las especies acuáticas herbáceas en un año determinado y sus variaciones interanuales (Junk y Piedade, 1997). Este proceso es de gran importancia, puesto que un pequeño aumento en la frecuencia

y la duración de las inundaciones puede dar lugar a una diversidad reducida de estas comunidades vegetales (Baldwin et al., 2001). Esto puede tener graves consecuencias si los escenarios de cambio climático pronosticado se concretizan. De acuerdo con estos escenarios, para la planicie amazónica en general, se prevé un aumento de fenómenos extremos de sequías e inundaciones, la incidencia de incendios, y la eliminación completa del agua de pequeños arroyos y sus llanuras aluviales asociadas (Junk et al., 2009). Para esos ambientes, la pérdida de biodiversidad puede convertirse en alarmante.

La previsibilidad y el pulso de inundación asociados a una transición abrupta en las condiciones ambientales en el gradiente topográfico en las orillas de los ríos principales de la Amazonía Central imponen una fuerte presión selectiva sobre las poblaciones de plantas y sus sistemas de reproducción. Las áreas terrestres que sufren las inundaciones anuales están expuestas a una gran dinámica hídrica y sedimentaria, que resulta en procesos muy dinámicos de colonización y recolonización por la vegetación. En las primeras etapas de la colonización de los bosques de llanuras inundadas del Amazonas, los sistemas de reproducción asexual, tanto para las especies acuáticas como terrestres, son de especial relevancia ya que garantizan el éxito en el establecimiento en esos ambientes de forma rápida y eficiente, lo que puede ser crucial dado su gran inestabilidad. Por otra parte, para las especies de ATTZ, la latencia y el éxito en el banco de semillas parecen ser fundamentales. Aunque muchas de las semillas germinan rápidamente, este tipo de diáspora requiere adaptaciones especializadas para la tolerancia a la inundación y la desecación, junto con la necesaria adaptación de mecanismos de dispersión y las pérdidas que son comunes en los ambientes acuáticos. En términos reproductivos, a partir de las zonas abiertas de los cuerpos de agua en las zonas inundadas en dirección a las partes altas se observa:

- a) Reducción de la reproducción vegetativa
- b) Un aumento en la reproducción sexual
- d) Disminución en el número de especies endémicas
- e) Una mayor dependencia de los mecanismos vinculados a la dispersión permanente de las plántulas con latencia de las semillas.

La peculiaridad de los ambientes inundados en llanura amazónica y su estacionalidad extrema en la disponibilidad y escasez de agua, hace que esos ambientes sean únicos para la realización de múltiples estudios de la vegetación. En este sentido, vista la importancia de las fases reproductiva y de establecimiento de las plantas en estos ambientes, estimamos que el número de estudios existentes siguen siendo escasos. Posiblemente un análisis más exhaustivo muestre adaptaciones aún no descritas. Por esta razón, pensamos que es urgente que se realicen estudios que permitan: i) Determinar los mecanismos de latencia que aseguran la viabilidad del banco de semillas, ii) Establecer la supervivencia y longevidad de las semillas en el agua, iii) Determinar la capacidad de inmersión prolongada en las plántulas de las especies terrestres, iv) Descifrar los mecanismos ecofisiológicos de reproducción, propagación y establecimiento de herbáceas con diferentes hábitos acuáticos, v) Comparar la eficiencia de la propagación sexual versus propagación vegetativa de las plantas que utilizan ambas estrategias.

Agradecimientos

Este trabajo contiene partes de los resultados obtenidos de las investigaciones y estudios desarrollados por el grupo de investigación de intercambio científico proyecto INPA/Max-Planck e Pronex/Fapeam/CNPq financiado por el CNPq de Brasil.

Referencias

- Ab'Saber, A. N. 1988. O pantanal Mato-Grossense e a teoria dos refúgios. *Revista Brasileira de Geografia* 50:9-57.
- Bayley, P.B. 1989. Aquatic environments in the Amazon basin, with an analysis of carbon sources, fish production and yield. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106:399-408.
- Bailey-Serres, J., Voesenek, L.A.C.J. 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology* 59:313-339.
- Baldwin, A.H., Egnatovich, M.S., Clarke, E. 2001. Hydrologic change and vegetation of tidal freshwater marshes: field, greenhouse and seed-bank experiments. *Wetlands* 21:19-531.
- Conserva, A.S., Piedade M.T.F. 2001. Ciclo de vida e ecologia de Paspalum fasciculatum Willd. Ex. Fluegge (Poaceae), na várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 31:205-219.
- Corenblit, D., Steiger, J., Gurnell, A.M., Tabacchi E., Roques, L. 2009. Control of sediment dynamics by vegetation as a key function driving biogeomorphic succession within fluvial corridors. *Earth Surface Processes and Landforms* 34:1790-1810.

- D'Angelo SA. 2009. *Colonização vegetal em áreas de sedimentação recente na várzea da Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.
- Engle, D.L., Melack, J.M., Doyle, R.D., Fisher, T. R. 2008. High rates of net primary production and turnover of floating grasses on the Amazon floodplain: implications for aquatic respiration and regional CO₂ flux. *Global Change Biology* 14:369-381.
- Esteves, F.A. 1988. *Fundamentos de Limnologia*. 574 p., Interciência-Finep, Rio de Janeiro, Brasil. (VERIFIQUE AÑO)
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R., Mowforth, M.A.G., Neal, A.M., Shaw, S. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69:1017-1059.
- Ferreira, L.V. 1998. Species richness and floristic composition in four hectares in the Jaú National Park in upland forest in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 10:1349-1364.
- Ferreira, L.V. 2000. Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forests: Implications for future design of protected areas. *Biodiversity and Conservation* 9:1-14.
- Ferreira, L.V., Prance, G.T. 1998. Structure and species richness of low diversity floodplain forest on the rio Tapajós, Eastern Amazonian. *Biodiversity and Conservation* 7:585-596.
- Ferreira, C.S., Piedade, M.T.F., Junk, W.J., Parolin, P. 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian Himatanthus sucuuba: effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environmental and Experimental Botany* 60:477-483.
- Ferreira C.S., Piedade, M.T.F., Franco, A.C., Gonçalves, J.F.C., Junk, W.J. 2009. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain, upland populations of Himatanthus sucuuba, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany* 90:246-252.
- Fürch, K. 1984. Water chemistry of the Amazon basin: the distribution of chemical elements among freshwaters. En: Sioli, H. (Ed.). *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*, pp. 167-199, Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. Netherlands.
- Haugaasen, T., Peres, C.A. 2005. Tree phenology in adjacent Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica* 37:620-630.
- Hook, D.D. 1984. Adaptations to flooding with fresh water. En: Kozlowski, T.T. (Ed.). *Flooding and plant growth*, pp. 265-294, Academic Press, New York. USA.
- Irion, G., Adis, J., Junk, W.J., Wunderlich, F. 1983. Sedimentological studies of the "Ilha da Marchantaria" in the Solimões Amazon river near Manaus. *Amazoniana* 8:1-18.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Junk, W.J. 1970. Investigation on the ecology and production-biology of the floating meadows" (Paspalo-Echinocloetum) on the Middle Amazon. Part II. The aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. *Amazoniana* 4:9-102.
- Junk, W. J. 1983. As águas da Região Amazônica. En: Salati, E., Junk, J.W., Schubart, H.O.R., Oliveira, A.E. (Eds.). *Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia*. pp. 14-44. Editora Brasiliense, São Paulo, Brasil.
- Junk, W.J. 1984. Ecology of várzea, floodplain of Amazoni,n with water rivers. En: Sioli, H. (Ed.). *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*, pp. 215-243, Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. Netherlands.
- Junk, W.J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian Floodplains. En: Nielsen, L.B.; Nielsen, I.C.; Baslev, H. (Eds.). *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*, pp. 47-64. Academic Press, London. U.K.
- Junk, W.J. 1993. Wetlands of tropical South-America. En: Whigham, D., Hejny, S., Dykyjová, D. (Eds.). *Wetlands of the world*. pp. 679-739. Kluve, Dordrecht. Netherlands.
- Junk, W. J. 1997. Structure and function of the large Central-Amazonian river-floodplains: Synthesis and discussion. En:

- Wolfgang J. Junk. (Org.). *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*, pp. 455-472. Springer Verlag, Berlin, Germany.
- Junk, W.J. 2000. The Amazon and The Pantanal: A critical Comparison and lessons for the future. En: Swarts F. (Ed.). *Understanding and Preserving the World's largest Wetland*. pp. 211-224. Paragon House, St. Paul, Minnesota, USA.
- Junk, W.J. 2005. Flood pulsing and the linkages between terrestrial, aquatic, and wetland systems. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Limnologie* 29:11-38.
- Junk, W.J., Fürch, K. 1980. Química da água e macrófitas aquáticas de rios e igarapés na Bacia Amazônica e áreas adjacentes. *Acta Amazonica* 10:611-633.
- Junk, W. J., Howard-Williams, C., 1984. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. En: Sioli, H. (ed.), *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. pp. 269-293, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F. 1993a. Biomass and primary production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia* 263:155-162.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F. 1993b. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana* 12:467-484.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. En: Junk, W.J. (Ed.). *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*, pp. 147-185. Ecological Studies, Springer, Berlin, Germany.
- Junk, W.J., Barley, P.B., Sparks, R.E. 1989. The flood-pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106:110-127.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Parolin, P., Wittmann, F., Schöngart, J. 2009. *Amazon floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Ecological Studies. Springer. Heidelberg, Germany.
- Klinge, H., Ohly, H. 1964. Chemical properties of rivers in the Amazonian area in relation to soil conditions. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Limnologie* 15:1067-1076.
- Klinge, H., Adis, J., Worbes, M. 1995. The vegetation of a seasonal várzea forest in the lower Solimões river, Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica* 25:201-220.
- Kozłowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology* Monograph N° 1, en <http://www.heronpublishing.com/tp/monograph/Kozlowsk.pdf>.
- Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G. 1997. *Growth control in woody plants*. Academic Press, San Diego. USA.
- Kubitzki, K., Ziburski, A. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26:30-43.
- Leck, M.A., Schütz, W. 2005. Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7:95-133.
- McKee, W.H., McKevlin, M. R. 1993. Geochemical processes and nutrient uptake by plants in hydric soils. *Environmental Toxicology and Chemistry* 12:2197-2207.
- Oliveira, A.C. 1998. *Aspectos da dinâmica populacional de Salix martiana (Salicaceae) em áreas de várzea da Amazonia central*. Master Thesis. INPA/UFAM, Manaus, Amazonas.
- Oliveira Wittmann, A., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. 2007a. Patterns of structure and seedling diversity along a flooding and successional gradient in Amazonian floodplain forests. *Pesquisas Botânica* 58:119-138.
- Oliveira Wittmann, A., Piedade, M.T.F., Parolin, P., Wittmann, F. 2007b. Germination in four low-várzea tree species of Central Amazonia. *Aquatic Botany* 86:197-203.

- 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 of 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany* 70:89-103.
- Parolin, P. 2001b. Senna reticulata, a pioneer tree from Amazonian várzea floodplains. *Botanical Review* 67:239-254.
- Parolin P. 2002. Submergence tolerance vs. escape from submergence: Two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environmental and Experimental Botany* 48:177-186.
- Parolin P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 103:359-376.
- Parolin, P., Junk, W.J. 2002. The effect of submergence on seed germination in trees from Amazonian floodplains. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi de Historia Natural e Etnografia* 18:321-329.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J. 2000. Natural herbaceous plant communities in the Amazon floodplain and their use. En: Junk, W.J., Ohly, J. (Eds). *The central Amazon floodplain: actual use and options for a sustainable management*, pp. 269-290. Backhuys Publishers. Leiden, Netherlands.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J., Long, S.P. 1991. The productivity of the C₄ grass Echinochloa polystachya on the Amazon floodplain. *Ecology* 72:1456-1463.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J., Long, S.P. 1997. Nutrient dynamics of the highly productive C₄ macrophyte Echinochloa polystachya on the Amazon floodplain. *Functional Ecology* 11:60-65.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.W., Parolin, P. 2000. The flood pulse and photosynthetic response of trees in a white water floodplain (várzea) of Central Amazon, Brazil. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Limnologie* 27:1734-1739.
- Piedade, M.T.F., Worbes, M., Junk, W.J. 2001. Geo-ecological controls on elemental fluxes in communities of higher plants in Amazonian floodplains. En: McClain, M.E., Victoria, R.L., Richey, J.E. (Ed.) *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. pp. 209-234. Oxford University Press. Oxford, U.K.
- Piedade, M.T.F., Junk, W.J., Adis, J., Parolin, P. 2005. Ecologia, zonação e colonização da vegetação arbórea das Ilhas Anavilhanas. *Pesquisas Botânica* 56:117-144.
- Prance, G.T. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciência* 3:207-230.
- Scarano, F.R., Pereira, T.S., Rôças, G. 2003. Seed germination during floatation and seedling growth of Carapa guianensis, a tree from flood-prone forests of the Amazon. *Plant Ecology* 168:291-296.
- Silva, T.S.F., Costa, M., Melack, J.M. 2009. Annual net primary production of macrophytes in the eastern Amazon floodplain. *Wetlands* 29:747-758.
- Sioli, H. 1951. Sobre a sedimentação na várzea do Baixo Amazonas. *Boletim Técnico do Instituto Agronomico do Norte* 24:112-128.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Bozelli, R.L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1-13.
- Thompson, K., Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67:893-921.
- Waldhoff, D., Junk, W.J., Fürck, B. 1998. Responses of three Central Amazonian tree species to drought and flooding under controlled conditions. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 24:237-252.
- Wittmann, F., Parolin, P. 1999. Phenology of six tree species from central Amazonian várzea. *Ecotropica* 5:51-57.

Wittmann, F., Parolin, P. 2005. Aboveground roots in Amazonian floodplain trees. *Biotropica* 37:609-619.

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

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.

Yuyama, K. 1993. Potencialização agrícola dos solos da várzea e a utilização de leguminosas na Amazônia Central. En: Ferreira, E.J.G., Santos, G.M., Leão, E.L.M., Oliveira, L.A. (Eds.). *Bases científicas para estratégias de preservação e desenvolvimento da Amazônia*. Vol. 2. pp. 223-239. INPA/Manaus, Amazonas.