

As campinas e campinaranas amazônicas

The amazonian campinas and campinaranas

Felipe Silva Guimarães

Ecólogo pelo UNI-BH, mestre em Geografia (PUC-MG)

Doutorando em geografia (PUC-MG)

felipeecologia@yahoo.com.br

Guilherme Taitson Bueno

Geógrafo pela UFMG, Doutor em Geografia pela Unesp-Rio Claro

Professor da UFG

gtaitson@ig.com.br

Artigo recebido para revisão em 12/08/2015 e aceito para publicação em 20/10/2015

Resumo

As campinas e campinaranas são ecossistemas amazônicos, associados a solos pobres e arenosos frequentemente sujeitos ao alagamento periódico consequente da flutuação do lençol freático. Apesar de estes ecossistemas ocuparem aproximadamente 7% da Amazônia legal, há poucos estudos sobre eles. Este estudo é uma revisão da literatura sobre campinas e campinaranas cujo objetivo é reunir o conhecimento sobre referido assunto e relacionar este conhecimento a estudos geológicos, morfogenéticos e pedogenéticos. Os principais assuntos abordados por esse estudo são: espécies típicas e indicadoras dessas fitofisionomias; adaptações e estratégias destas espécies; efeito das variações edáficas nas fitofisionomias quanto a estrutura e em termos de composição; origem da flora das campinas e campinaranas; fatores que explicam a baixa diversidade nestes ecossistemas; hipóteses que explicam a origem das campinas e campinaranas; como a dinâmica destes ecossistemas é afetada pelos processos pedológicos e morfogenéticos? Almeja-se que este estudo possa ser utilizado como ponto de partida principalmente para pesquisadores que estão iniciando suas pesquisas sobre campinas e campinaranas.

Palavras-chave: Amazônia; Campina; Campinarana; Relação vegetação-ambiente físico; Origem e dinâmica das campinas e campinaranas.

Abstract

The campinas and campinaranas are amazonian ecosystems associated to poor and sandy soils often subjected to periodic flooding resulting from the water table level variation. Despite these ecosystems occupy about 7% of the Amazon region, there are few studies about them. This study is a literature review about campinas and campinaranas which the goal is to gather knowledge about that subject and relate this knowledge to geological, pedogenetic and morphogenetic studies. The main issues addressed in this study are: typical species which are indicators of these vegetation types; adaptations and strategies of these species; effect of edaphic variations on the phytophysionomies aspects as the structure and species composition; origin of the campinas and campinaranas flora; factors that explain the low diversity in these ecosystems; hypotheses that explain the origin of campinas and campinaranas; how the dynamics of these ecosystems is affected by the pedological and morphogenetic processes? We aim that this study can be used as a starting point for researchers who are beginning their research on meadows and campinaranas.

Keywords: Amazon; Campina; campinarana; Relation physical environment-vegetation; Origin and dynamics of campinas and campinaranas.

1. INTRODUÇÃO

As campinas e campinaranas são ecossistemas amazônicos, frequentemente sujeitos ao alagamento periódico consequente da flutuação do lençol freático, cuja as espécies apresenta elevada esclerofilia (SILVEIRA, 2003). Estes ecossistemas são caracterizados por apresentarem baixa produtividade, baixa diversidade e solo com elevado oligotrofismo e acidez, quando comparados às florestas de terra firme (ANDERSON, 1981; SILVEIRA, 2003; VICENTINI, 2004), que são dominantes na Amazônia. As campinas são fitofisionomias abertas, normalmente com uma matriz herbácea onde salientam arbustos isolados variando entre 1 a 5 metros de altura, com alguns indivíduos atingindo nove metros (FERREIRA, 2009). Já as campinaranas são fisionomias florestais caracterizadas por apresentar sub-bosque relativamente aberto e escassez de cipós e lianas, com indivíduos arbóreos podendo atingir 30 metros (ANDERSON, 1981).

Segundo Daly e Prance (1989), esses ecossistemas representam uma área corresponde a, aproximadamente, 7% da Amazônia Legal Brasileira. No, entanto, apesar de ocupar grande área, estudos sobre estes ecossistemas são escassos e são concentrados próximos às maiores cidades da bacia do Rio Negro, como São Gabriel da Cachoeira e, sobretudo, Manaus. Além disso, são poucos os estudos que se preocupam a relacionar as variações, em termos de estrutura e composição florísticas de dessas fitofisionomias, as características ambientais. Pouco se sabe também sobre a origem, evolução e dinâmica dessas fitofisionomias e como estas questões se relacionam com os processos geológicos, pedogenéticos e morfogenéticos. Assim, a fragmentação do conhecimento e escassez de trabalhos interdisciplinares que buscam elucidar estas relações são fatores limitante para a melhor compreensão desses ecossistemas. Nesse contexto, este estudo tem como objetivo realizar uma revisão da literatura sobre campinas e campinaranas a fim sistematizar o conhecimento sobre referido assunto e relacionar este conhecimento a estudos geológicos, morfogenéticos e pedogenéticos.

Almeja-se que este estudo possa servir de ponto de partida para estudantes e pesquisadores que pretendam iniciar estudos acerca desses ecossistemas. São abordadas as seguintes questões: qual é o contexto geológico, pedológico e climatológico das campinas e campinaranas? Quais as espécies típicas e indicadoras dessas fitofisionomias? Quais são as adaptações e estratégias destas espécies apresentam para se desenvolverem em ambientes de elevada pobreza e *stress* hídrico? Como ocorrem as mudanças fisionômicas, estruturais e em termos de composição ao longo de gradientes edáficos? Qual a origem da flora das campinas e campinaranas? Quais são os fatores que explicam a baixa diversidade nestes ecossistemas? Quais as hipóteses que explicam a origem deles? Como a dinâmica destes ecossistemas é afetada por processos pedológicos e morfogenéticos? As respostas para esta

última questão não é algo trivial e é de interesse mesmo a pesquisadores mais familiarizados com o tema.

2. DIFERENÇAS ENTRE DEFINIÇÕES E TERMOS UTILIZADOS POR DIVERSOS AUTORES

As formações esclerófilas que se desenvolvem sobre solos arenosos na Amazônia têm sido denominadas de diversas maneiras nos outros países onde estas são encontradas, a saber: *muri bush* na Guiana (RICHARDS, 1952), *bana* na Venezuela (HERRERA et al., 1978), *varillal bajo* no Peru (RUOKOLAINEN et al., 2002). No Brasil, estas formações também receberam diversas denominações, sendo chamadas inicialmente de caatinga gapó por Spruce (1908), caatinga amazônica por Pires e Rodrigues (1964), pseudocaatinga (AUBRÉVILLE, 1961) e caatinga do Rio Negro (RIZZINI, 1979) devido à semelhança fisionômica desta vegetação com as Caatingas do nordeste brasileiro. Posteriormente estes nomes foram considerados inapropriados, pois geravam confusão com as verdadeiras caatingas brasileiras, uma vez que há pouca relação em termos de composição e evolução entre estes dois ecossistemas. Então Anderson (1978) propôs uma classificação para este tipo de vegetação, dividindo-a em campina sombreada, campina aberta e campina alta.

A classificação da vegetação brasileira proposta por Veloso et al. (1991) subdivide as formações sobre areia branca da Amazônia em três subgrupos: *campinarana florestada*, *campinarana arborizada* e *campinarana lenhosa*, sendo que a primeira apresenta a vegetação de maior porte e com maior cobertura do dossel. A última é caracterizada por apresentar árvores ou arbustos esparsos em meio a uma matriz herbácea dominada pela família Xyridaceae. Esta classificação coloca as campinaranas como sinônimos de campinas. No entanto, Ferreira (2009) utiliza o termo campina para designar as formações abertas (não florestais) da Amazônia, associadas a Podzóis hidromórficos, com ilhas de arbusto que variam entre um e cinco metros de altura, podendo ocorrer alguns indivíduos isolados de maior porte, chegando estes a atingir nove metros e sub-bosque composto por ervas das famílias Eriocaulaceae, Xyridaceae, Schizaeaceae, Poaceae e Cyperaceae. Portanto, esta definição de campina se assemelha à definição de campinarana lenhosa de Veloso et al. (1991). Ab'Sáber (1996) utiliza os termos campina e campinaranas, referindo-se de forma genérica a ambas fisionomias como psamobiomas.

Neste trabalho optou-se por utilizar o conceito de campina apresentado por Ferreira (2009) para designar formações abertas que se enquadram nesta definição. Para as formações de porte florestal foram utilizados os conceitos de campinarana florestada e campinarana arborizada, apresentados por Veloso et al. (1991). Ao longo deste estudo estas foram, genericamente, chamadas de campinaranas.

3. LOCALIZAÇÃO GEOGRÁFICA, CONTEXTO GEOLÓGICO E RELAÇÃO COM O CLIMA

A vegetação de campinas e campinaranas ocorre de forma fragmentada na Amazônia. Na região do alto Rio Negro e centro-sul de Roraima são observadas em formas mais contínuas. Entretanto, na Amazônia central, ocorrem em padrão insular cercadas por uma matriz de Floresta de Terra Firme totalizando uma área de 480.000 km² (ANDERSON, 1978; WHITMORE; PRACE, 1987; JUNK et al., 2011). Silveira (2003), também reporta ocorrência desta vegetação, em forma descontínua, no Acre (fronteira com Amazonas), Ferreira (2009) relata esta ocorrência, seguindo o mesmo padrão, no Pará. Os solos arenosos os quais este tipo de vegetação se relaciona também ocorrem seguindo padrão insular, especialmente na Amazônia central, os quais são circundados por solos argilosos (BRASIL, 1975; OLIVEIRA et al., 2001; VICENTINI, 2004), normalmente Latossolos. Fora do Brasil a ocorrência desta vegetação é documentada na Colômbia, nas regiões de Vaupés e Caquetá, e ao sul da Venezuela (IBGE, 1992).

Em relação ao contexto geológico, a maior parte das campinas e campinaranas da Amazônia ocidental (63,7%) se encontram sobre a formação Içá, também ocorrendo, em menores proporções, em aluviões Olocênicos (10%), em coberturas detrito-lateríticas Pleistocênicas (7%), entre outras unidades geológicas (14,4%) (MENDONÇA, 2011). Segundo este autor, as campinaranas sobre as coberturas detrito-lateríticas Pleistocênicas parecem se relacionar com áreas ecotonais de Floresta de Terra Firme, podendo estas áreas estarem ligadas ao processo de transformação dos solos lateríticos em Espodossolos (NASCIMENTO et al., 2004; BUENO, 2009).

4. O CONTEXTO PEDOLÓGICO DAS CAMPINAS E CAMPINARANAS.

As campinaranas ocorrem associadas a solos arenosos e pobres, normalmente Espodossolos (KUBITZKI, 1990; NASCIMENTO; 2004; BUENO, 2009; FERREIRA, 2009; MENDONÇA, 2011) e, em alguns casos, sobre Neossolos Quartzarênicos sendo estes mais comuns próximos aos sopés serranos do Complexo Guianense (VALE, 2011; MENDONÇA, 2011). A gênese do primeiro na Amazônia é controversa e tem sido explicada por diferentes processos que já foram discutidos em detalhe no capítulo 2 desta dissertação, a saber: 1) através do empobrecimento de solos lateríticos, com perda da fração argila por lixiviação e lessivagem, restando, primordialmente, a fração areia que confere ao solo maior porosidade e favorece a migração da matéria orgânica e a formação dos horizontes B e E dos Espodossolos (LUCAS et al., 1988; MAFRA, 2002; NASCIMENTO, 2004; BUENO, 2009); 2) a partir da migração da matéria orgânica ao longo de um perfil formado a partir do intemperismo de rochas arenosas, a exemplo de arenitos; 3) a partir de material retrabalhado originado de sedimentos fluviais ou fluvio-lacustres de idade Plio-Pleistocênica (KLINGE, 1965; CPRM, 2000; IBGE, 2000) ou ainda originados de sedimentos arenosos de paleocanais de drenagem

(ROSSETTI, 2012). É possível que ocorram todas estas vias de formação na Bacia Amazônica, no entanto a predominância de uma em relação a outra variaria de acordo com a região. Ressalta-se ainda que o processo de formação e evolução destes solos interfere na sucessão e dinâmica da vegetação (CORDEIRO et al., 2013).

5. ESPÉCIES CARACTERÍSTICAS DAS CAMPINAS E CAMPINARANAS E ESTRUTURA DESTAS FITOFISIONOMIAS

Segundo Vicentini (2004), pouco se conhece sobre a composição florística da maioria das campinas e campinaranas. Entretanto sabe-se que há uma grande heterogeneidade estrutural e florística quando se comparam estes ecossistemas situados em diferentes regiões.

Segundo Ferreira (2009), as famílias com maior dominância relativa nas campinas são Humiriaceae, Rubiaceae, Myrtaceae, Malpighiaceae e Clusiaceae, nesta ordem. Este mesmo autor destaca como gêneros de maior dominância nestes ecossistemas, em ordem decrescente, *Humira*, *Pagameae*, *Myrcia*, *Byrsonimia*, *eugênia*, *Cybianthus*, *Clusia*, *Blepharandra*, *Pachira* e *Tapirira*.

Algumas espécies são comuns na maioria das campinas pouco dependendo de sua localização, portanto podem ser utilizadas como indicadoras destes ecossistemas. Os líquens do gênero *Parmelia* sp. que ocorrem sobre fanerógamos em decomposição, e do gênero *Cladonia* sp, são exemplos destas espécies (VELOSO et al., 1991; BARBOSA e FERREIRA, 2004; FERREIRA, 2009), assim como *Humiria balsamifera* (Humiriaceae), *Pagamea guianensis* (Rubiaceae), *Protium heptaphyllum* subsp *ulei* (Burseraceae), *Clusia nemorosa* (Clusiaceae) e *Ouratea spruceana* (Ochnaceae) (FERREIRA, 2009).

Assim como as campinas, as campinaranas apresentam espécies de ampla distribuição que ocorrem na maioria destes ecossistemas. Vários estudos têm demonstrado que algumas destas espécies podem se tornar dominantes, como é o caso de *Aldina heteropylla*, (OLIVEIRA et al., 2001; VICENTINI, 2004; TARGHETTA, 2012). Oliveira et al. (2001) também citam *Hevea rigidifolia*, *Lissocarpa benthamii* e *Micrandra spruceana* como espécies que frequentemente apresentam dominância nas campinaranas, esta última comum no alto rio Rio Negro. Segundo estes autores, o estrato herbáceo é composto por samambaias, aráceas, a exemplo de *Anthurium preussii*, e às vezes algumas bromeliáceas e orquidáceas.

6. ADAPTAÇÕES MORFOLÓGICAS, FISIOLÓGICAS E EVOLUTIVAS DAS ESPÉCIES DE CAMPINAS E CAMPINARANAS E SUAS IMPLICAÇÕES.

Os ambientes onde se desenvolvem as campinas e campinaranas são caracterizados por apresentarem condições de estresse hídrico e nutricional. Deste modo, as espécies que são aptas a colonizar estes ambientes possuem adaptações morfológicas e fisiológicas que as permitem se desenvolver nestes locais.

O afloramento do lençol freático ou a aproximação deste da superfície do solo é comum nestes ecossistemas durante o período chuvoso (VICENTINI, 2004), resultando na falta de oxigênio durante esta estação (JACKSON; COLMER, 2005). Já no período mais seco do ano é comum ocorrer déficit hídrico, pois a textura arenoso dos solos das campinas e campinaranas confere a estes ambientes baixa capacidade de campo; o lençol se torna muito profundo e a alta porosidade do solo inibe o fluxo ascendente da água (SILVEIRA, 2003; PAROLIN et al., 2010). Assim, as taxas metabólicas, bem como a capacidade das espécies de sobreviver a estas condições, dependem de adaptações tanto para condições de saturação quanto de escassez hídrica (PAROLIN et al., 2010).

O elevado número de indivíduos ramificados de algumas espécies pode ser uma resposta às condições de saturação hídrica, pois estas ramificações aumentam a superfície de troncos e raízes, facilitando a obtenção de oxigênio durante o período de alagamento (WITTMANN et al., 2008). Silveira (2003) destaca a presença de raízes pneumatóforas como adaptação a esta condição. Durante a estação seca, quando a água está pouco disponível, as plantas reduzem drasticamente suas taxas metabólicas e, como consequência, a incorporação de biomassa neste período é mínima. Os anéis de crescimento bem definidos, comuns nestas plantas, são evidências disto (SHONGART, 2002).

Devido à grande pobreza dos solos e à alta precipitação, que contribui para a lixiviação, as espécies adaptadas a estes ambientes apresentam uma eficiente ciclagem de nutrientes. Segundo Luizão et al. (2007), para otimizar a absorção de nutrientes as plantas podem investir em maior crescimento de raízes finas de modo a aumentar a superfície de contato com o solo. Estas estruturas são projetadas próximo à superfície do solo; segundo Rizzini (1979) a maior parte delas se limitam a profundidades inferiores a 40cm, onde há maior concentração de nutrientes, também otimizando a absorção. Oliveira et al. (2001) ressaltam que o investimento em raízes é tão grande nestes ambientes que estas podem conter até 60% da biomassa da planta.

Martins e Matthes (1978) em estudo sobre respiração edáfica encontraram valores mais altos para as campinaranas se comparados com os valores obtidos para campina, indicando que a decomposição e, por consequência a ciclagem de nutrientes, é mais rápida nas primeiras. Os dados obtidos por Mendonça (2011) também sugerem que esta ciclagem é mais eficiente nas campinaranas do que nas campinas, pois o horizonte Bh do solo destas últimas apresenta soma de bases muito maior

em relação ao mesmo horizonte dos solos sob campinarana. Isto sugere que há maior lixiviação de nutrientes, no caso das campinas, para horizontes pouco acessíveis às raízes, indicando que estas raízes absorvem menos nutrientes permitindo que parte deles seja transportada em solução para este horizonte. Mardegan (2007), no entanto, concluiu, através de isótopos de nitrogênio, que a ciclagem deste elemento nas campinas é mais eficiente do que nas campinaranas e estas últimas mais eficientes na ciclagem de tal elemento se comparadas às florestas de terra firme.

Também é comum a associação de espécies de campinas e campinaranas a fungos micorrízicos, que auxiliam na absorção de nutrientes, em especial do N e P. No entanto, estes fungos inibem a ocorrência de organismos decompositores, como fungos saprófitos, por competirem pelo amônio disponível e liberarem exudados ricos em antibióticos. Deste modo, este é um dos fatores que inibe a decomposição de matéria orgânica nestes ambientes, favorecendo sua acumulação (KUBITZIKI, 1990; MARDEGAN, 2007), e possível migração para horizontes mais profundos e água dos rios.

A escassez de nutrientes dos solos nos quais as campinaranas se desenvolvem faz com que haja maior investimento em folhas em comparação ao caule, resultando em indivíduos de baixa estatura (COOMES; GRUBB, 1996). Isto se deve, em grande parte, ao fato de espécies que habitam solos oligotróficos alocarem grande parte de seus recursos na defesa contra herbivoria, em detrimento de seu crescimento (FINE et al., 2004; FINE et al., 2006). Segundo Janzen (1974) grandes concentrações de taninos entre outros compostos pouco palatáveis são encontrados nas folhas de várias espécies de campinaranas. Tal investimento em defesa contra herbivoria pode ser justificado devido ao fato de que, em um ambiente tão pobre, substituir folhas que foram perdidas é muito mais dispendioso do que evitar a perda delas. Além disso, Stropp (2011a) sugere que a escassez de nutriente no solo é um dos fatores que provocam tal deslocamento de recursos. Neste estudo, a autora plantou espécies típicas de campinaranas em solos mais férteis de floresta e percebeu que neste caso as plantas investiam menos em defesa e mais em crescimento.

A elevada densidade da madeira é outra característica das espécies das campinas e campinaranas que as difere das espécies de Floresta de Terra Firme, cuja densidade é mais baixa. O investimento em madeira de maior densidade ajuda a prevenir danos no caule e galhos, o que consiste em uma importante adaptação a ambientes com tal pobreza nutricional, onde há pouca energia disponível para eventual rebrota ou substituição de tecido danificado. O investimento em densidade da madeira, assim como as baixas taxas fotossintéticas nos máximos dos períodos de seca e alagamento, como já citado anteriormente, implicam em baixas taxas de crescimento (WORBES et al., 1992).

Outra característica que é comum, especialmente em espécies de campinas, é a produção de compostos alelopáticos, que por meio das chuvas são dispersos no solo. Estes compostos inibem o

desenvolvimento de outras espécies, diminuindo o efeito da competição, o que é extremamente conveniente em um ambiente com tal escassez nutricional, além de exercerem influência no desenvolvimento da vegetação de modo que a espécie que elabora as substâncias alelopáticas tende a se tornar dominante (MULLER, 1970; TINNIN; MULLER, 1972). *Pradosia schomburgkiana*, que ocorre em campinas da Amazônia central, é citada por Lisboa (1976) como exemplo de espécie alelopática.

Uma importante adaptação aos solos escassos em nutrientes, frequente principalmente nas espécies típicas de campinarana, é a produção de poucas sementes, mas com maior investimento energético em cada uma. Esta adaptação aumenta a chance de sobrevivência das plântulas em ambientes tão oligotróficos, embora implique em um baixo recrutamento. O baixo recrutamento, somado ao crescimento lento das espécies de campinas e campinaranas, fazem com que o tempo entre gerações destas espécies seja maior, resultando, possivelmente, em taxas de evolução mais lentas do que as das espécies de floresta de terra firme (VERDU, 2002), conseqüentemente levando à menor diversificação (ALLEN; GILLOOLY, 2006).

Durante o período seco, quando as campinas estão sujeitas à escassez hídrica, a presença de biomassa seca e de herbáceas altamente inflamáveis torna esses ecossistemas fortemente suscetíveis a incêndios (PRANCE; SHUBART, 1978). Assim, muitas espécies que constituem esta comunidade apresentam adaptações ao fogo, como folhas coriáceas, cutículas espessas, tricomas bem desenvolvidos, estômatos crípticos, lenho muito duro (MENDONÇA, 2011) e colmo coberto por folhas velhas que protegem os meristemas (VICENTINI, 2004).

7. DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES AO LONGO DO GRADIENTE EDÁFICO CAMPINA, CAMPINARANA E FLORESTA DE TERRA FIRME.

Existem poucos estudos sobre a distribuição das espécies de campina e campinarana ao longo de gradientes edáficos, portanto pouco se sabe sobre como estas espécies estão distribuídas ao longo destes gradientes ou sobre as preferências ecológicas delas. Entender como estas espécies, ou grupos de espécies, estão distribuídos pode ajudar a diagnosticar e compreender melhor as variações ambientais (TUOMISTO et al., 1995, 2002).

É comum ocorrer uma transição gradativa, ou às vezes abrupta, entre as fisionomias de campina e campinarana (SILVEIRA, 2003). Estas transições são caracterizadas pela mudança na composição e estrutura da vegetação e comumente são determinadas por variações edáficas, como alterações de textura e fertilidade no solo (WORBES 1997; SILVEIRA, 2003; VALE, 2011; MENDONÇA, 2011; MENDOÇA et al., 2014), do nível do lençol freático e tempo de alagamento

ocasionado pela elevação deste (COOMES 1997; DALY; MITCHELL 2000; SILVEIRA 2003; VICENTINI, 2004; JUNK et al., 2011).

Como mencionado anteriormente, as campinas e campinaranas ocorrem, muitas vezes, em forma de ilhas em meio a uma matriz de floresta de terra firme (PRANCE, 1996; FERREIRA, 2009) e a parte central destas ilhas, onde a vegetação é mais aberta, frequentemente coincide com o fundo de suaves depressões, como verificado por Bueno (2009). Do fundo para as bordas destas depressões ocorrem variações nas características físico-químicas do solo (NASCIMENTO et al., 2004; BUENO, 2009), assim como mudanças no tempo em que a vegetação fica sujeita ao alagamento, sendo que as partes mais baixas ficam mais meses por ano alagadas e este tempo diminui em direção às partes mais altas (FERREIRA, 1997).

Estudos têm demonstrado que estes gradientes edáficos determinam a composição das espécies e a estrutura da vegetação, de modo que campinas normalmente ocupam a porção central e mais baixa das depressões, sendo substituídas pelas campinaranas que ocupam cotas de média elevação. Na parte mais elevada, onde há normalmente Latossolos, ocorrem frequentemente florestas de terra firme (ANDERSON; 1978; DALY; MITCHELL, 2000; SILVEIRA, 2003; NASCIMENTO, 2004; VICENTINI, 2004; BUENO, 2009; SCHAEFER et al., 2009; JUNK et al., 2011). A diversidade tende a ser maior nas florestas de terra firme diminuindo, ao longo deste gradiente, em direção às campinas (VICENTINI, 2004), acompanhando também o decréscimo da fertilidade do solo. Martins e Matthes (1978) e Vale (2011) verificaram que as campinaranas estão relacionadas a solos mais férteis do que as campinas. Esta diferença se deve, principalmente, aos teores de P e K. A variação das espécies ao longo deste gradiente é selecionada de acordo com as adaptações morfológicas e fisiológicas de cada espécie, que as permitem se desenvolver e obter alguma vantagem competitiva sob determinados fatores ambientais que variam ao longo do gradiente edáfico (KUBITZKI, 1987; DALY; MITCHELL, 2000; SILVEIRA, 2003).

De acordo com Targhetta (2012), as áreas que estão sujeitas a maior período de alagamento apresentam menor riqueza de espécies, e as poucas espécies que são tolerantes aos longos períodos de alagamento se tornam dominantes, pois possuem maior capacidade competitiva, obtendo maior sucesso na colonização dessas áreas. Com a diminuição do tempo de alagamento a riqueza aumenta, assim como o número de espécies raras, diminuindo a dominância. A maior diversidade ao longo do gradiente é encontrada, em muitos casos, nas regiões que apresentam condições edáficas intermediárias, permitindo a ocorrência de espécies dos dois ambientes, configurando um ecótono entre eles, o que pode ser explicado pela teoria do distúrbio intermediário (CONNELL, 1978; HUSTON, 1979, HUSTON, 1994).

É comum a ocorrência de poucas espécies em cada região do gradiente e que haja a substituição delas por outros grupos de espécies ao longo do gradiente quando as condições edáficas

se diferenciam o suficiente para proporcionar esta substituição. Assim, a diversidade beta (entre habitats) é elevada quando comparada com a diversidade-alfa (aquela que leva em consideração apenas as espécies em um ambiente), pois a sobreposição entre as espécies que habitam os extremos do gradiente é pequena devido as adaptações necessárias para o desenvolvimento em cada um deles (FINE et al., 2004; VICENTINI, 2004).

8. FATORES QUE EXPLICAM A DIVERSIDADE DAS CAMPINAS E CAMPINARANAS

A diversidade das campinas e campinaranas é baixa se comparada à da floresta de terra firme. Stropp (2011b), ao amostrar 4 hectares em campinaranas e a mesma área em florestas de terra firme encontrou, respectivamente, 290 e 417 espécies para estes tipos. Alguns fatores podem explicar esta observação:

1. As campinas e campinaranas ocorrem em ambientes com baixa disponibilidade de recursos, enquanto as florestas de terra firme estão associadas a substratos mais férteis. Uma maior diversidade e quantidade de recursos permitem a co-existência de mais espécies. Além disso, as condições de pobreza química dos solos e grandes oscilações do nível freático parecem selecionar as espécies mais adaptadas a estas características, favorecendo a dominância de uma ou poucas espécies (RICHARDS, 1952).
2. Como mencionado anteriormente, as baixas taxas de recrutamento e crescimento implicam em menor velocidade do processo evolutivo, tendo em vista que o tempo de geração é maior (STROPP, 2011a). Além disto, este fator se relaciona com o anterior, uma vez que as menores taxas de recrutamento e crescimento também estão ligadas à pobreza de nutrientes do ambiente.
3. A Bacia do Rio Negro, onde se encontram a maior parte das campinas e campinaranas, passou por um processo de sedimentação recente em grande escala que deu origem a Formação Içá. De acordo com Campbell et al. (2006) a referida formação foi depositada no período de 9,5 a 2 Ma, em resposta ao evento orgenético andino Quechua II. A deposição desta Formação possivelmente representou uma condição de distúrbio significativa que, aliada a outros fatores aqui apresentados, pode ter contribuído para a baixa diversidade das campinas e campinaranas nesta região.
4. O padrão de distribuição em ilhas que gera habitats de tamanho reduzido se comparados à massa relativamente contínua e de grande tamanho das Florestas de Terra Firme. Segundo Rosenzweig (1995), habitats de tamanho reduzido suportam menos espécies do que habitats de grandes extensões.

Cabe ressaltar que, apesar de o padrão de distribuição insular além de implicar em habitats reduzidos, também provoca o efeito de vicariância, favorecendo a especiação e aumentando a probabilidade de ocorrerem endemismos, portanto é esperado que muitas novas espécies sejam encontradas nestes ecossistemas (VICENTINI, 2004).

9. HIPÓTESES QUE EXPLICAM A ORIGEM E A DINÂMICA DAS CAMPINAS E CAMPINARANAS.

Existem estudos sobre a origem, dinâmica e evolução das campinas e campinaranas em várias regiões da Amazônia. Algumas hipóteses foram levantadas a respeito deste problema. As principais são apresentadas, sinteticamente, a seguir.

1. Prance e Schubart (1978), em estudo de uma campina próxima a Manaus, baseando-se na presença de cerâmica e carvão em campinas, postularam que a área estudada estaria em estágio inicial de sucessão devido a queimadas realizadas por antigas populações indígenas, há aproximadamente 1200 anos. As condições de elevada pobreza e estresse hídrico destes ambientes fariam com que a sucessão ecológica ocorresse de forma extremamente lenta. Este trabalho postula que tais campinas seriam substituídas, gradativamente, pelas campinaranas que as circundam, em processo de sucessão ecológica. Assim, a dinâmica de contração e expansão das campinas e campinaranas estaria relacionada, principalmente, à frequência de queimadas. Outros estudos (OLIVEIRA et al., 2001; BARBOSA; FERREIRA, 2004) também mostram que as campinas são alvos de frequentes queimadas, causadas naturalmente durante o período de estiagem, ou mesmo de origem antrópica, impedindo que as espécies arbóreas típicas das campinaranas adjacentes, menos adaptadas ao fogo, colonizem as campinas (VICENTINI, 2004).
2. Estas formações estariam relacionadas a paleocanais de rios de águas pretas. A existência destes paleocanais associados a rios de águas pretas tem sido reportada por vários estudos, bem como a ocorrência de vegetação escleromórfica e psamófila associada a eles (ROSSETTI et al., 2012). De acordo com Ferreira (2009), o ressecamento de corpos hídricos durante os períodos glaciais, devido ao clima mais seco e ao rebaixamento dos níveis de base destes períodos, teve como consequência a formação de substratos arenosos nas áreas que antigamente eram ocupadas por estes corpos hídricos. Para Rossetti et al. (2012), muitos solos arenosos na Amazônia se desenvolveram a partir de depósitos em leitos de paleo-canais que foram formados devido a atividades tectônicas recentes. Estes locais com substrato arenoso foram propícios para a colonização de algumas espécies que constituem as campinas. De acordo com Rossetti et al. (2012), as vegetações mais abertas (de campina) estariam relacionadas a áreas de sedimentação mais recentes, principalmente paleocanais, e que se tornaram recentemente inativos. Neste contexto, a vegetação de porte florestal (campinaranas) tenderia a colonizar gradativamente as áreas de vegetação aberta.

A figura 3.1 (Rossetti et al., 2012) propõe um modelo de evolução da paisagem para a região do médio Rio Demini. Segundo estes autores, inicialmente (figura 1A) as campinaranas dominavam a região. Após uma subsidência de bloco ocasionada por neotectonismo, teria se estabelecido um sistema de acumulação em megaleque na área mais deprimida formando um lago raso dominado pelas campinas (figura 1B). À medida que a área mais deprimida foi sendo preenchida por sedimentos, este lago se tornaria cada vez mais raso e a área alagada teria diminuído, possibilitando a recolonização da vegetação das campinaranas (figura 1C e D).

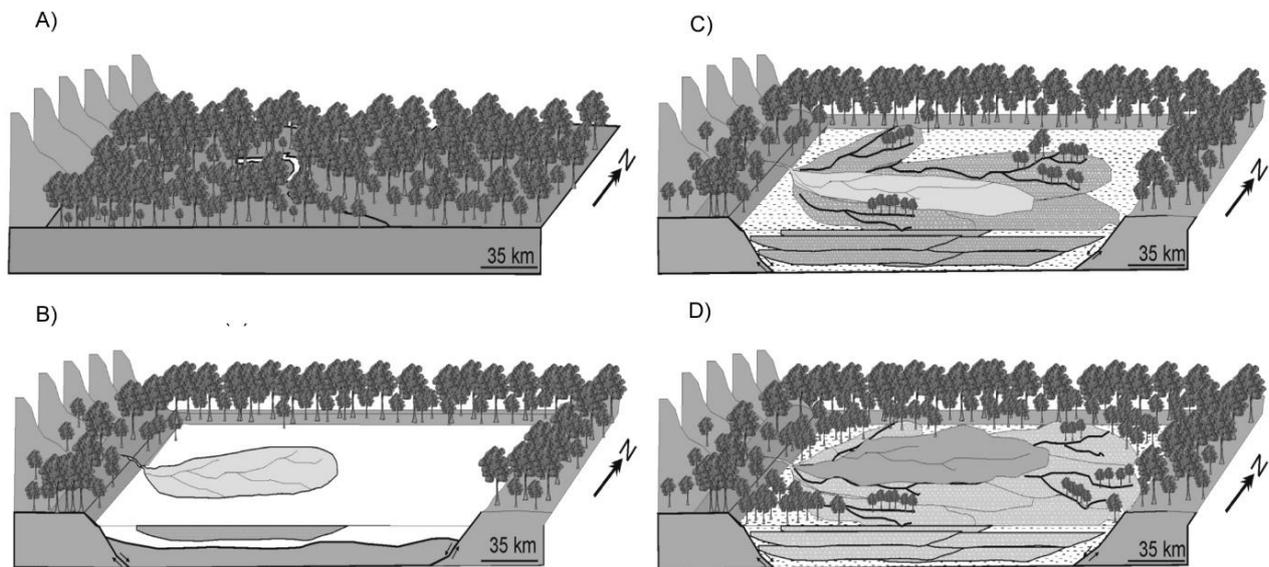


Figura 1 - proposta de evolução da paisagem para a região da bacia do médio Rio Demini.

Fonte: Rossetti (2012).

3. Alguns estudos sugerem que a evolução do ambiente físico é um importante fator para a distribuição da vegetação de campinas e campinaranas (CORDEIRO et al., 2013). Boulet et al., (1984), Bueno (2009) e Bueno et al. (2011) apresentaram modelos de empobrecimento de solos lateríticos com posterior transformação destes em Espodosolos. Isto ocorre em suaves depressões em meio a platôs, que normalmente se desenvolvem em interflúvios, onde água e matéria orgânica se acumulam, favorecendo o intemperismo dos minerais de argila e o esgotamento da fração argila do solo, bem como o empobrecimento deste por lixiviação e lessivagem. Este processo avança do centro para as bordas das depressões de modo que onde o solo já foi empobrecido ocorrem as campinas ou campinaranas e nas bordas dos platôs, onde ainda existem Latossolos, ocorrem as florestas de terra firme. À medida que a frente de empobrecimento avança, transformando os solos relativamente argilosos em arenosos, a vegetação psamófila avança concomitantemente em direção às florestas de terra firme.

A disposição das espécies e das fisionomias de campina, campinarana e florestas de terra firme ao longo do gradiente edáfico nas depressões corrobora a hipótese de que esta dinâmica deva ser controlada pela evolução do solo, pois, durante este processo de empobrecimento, algumas características edáficas são substituídas por outras e a vegetação provavelmente acompanha esta substituição.

Ressalta-se que estas hipóteses não são mutuamente excludentes podendo coexistir em contextos regionais distintos ou até mesmo na mesma região. No entanto, é possível que, no caso de coexistência de processos, um seja mais importante do que o outro para dinâmica da vegetação.

10. HISTÓRIA ECOLÓGICA DA FLORA DAS CAMPINAS E CAMPINARANAS

A distribuição de espécies de cada lugar é resultado de um conjunto de fatores ambientais e ecológicos distintos (DUIVENVOORDEN et al., 2002). Como exemplo destes fatores, têm grande

peso o limite de dispersão das espécies (HUBBEL, 2001) e as características ambientais que funcionam como filtros, restringindo o desenvolvimento de algumas espécies e favorecendo o desenvolvimento de outras (STROPP, 2011a). Para Ab'Sáber (1996), a flora das campinas e campinaranas “possui uma origem tríplice: relictual, endêmica e por filtragem de componentes da biodiversidade regional, adaptáveis a conviver com o suporte geocológico excessivamente arenoso.”

Estudos têm mostrado que a flora das campinas e campinaranas é formada principalmente por espécies que migraram de outros ecossistemas ou regiões, como do escudo das Guianas (FERREIRA, 2009), dos igapós (ANDERSON, 1978; KUBTIZKI, 1987), das florestas de terra firme (STROPP, 2011b) e, em proporção bem menor, dos cerrados (FERREIRA, 2009). Segundo Stropp (2011a), as condições de estresse, tanto hídrico quanto nutricional destes ambientes funcionam como filtro para as espécies que tentam colonizar estes ambientes. Assim, somente as espécies que possuem adaptações que permitem a sobrevivência nestas condições tiveram êxito na tentativa de colonização destes ambientes.

Alguns estudos têm demonstrado que há uma alta similaridade entre a flora dos igapós e a flora das campinaranas (ANDERSON, 1978; KUBTIZKI, 1987; WORBES, 1997; VALE, 2011), portanto é possível que algumas espécies encontradas nas campinaranas tenham origem dos igapós assim como o contrário também é plausível. No entanto, Targhetta (2012) não encontrou esta similaridade em áreas relativamente próximas destes dois ecossistemas. A autora concluiu que quando estes ecossistemas apresentam grande similaridade florística, tal fato se relaciona mais à ocorrência de solos com características texturais e de fertilidade semelhantes do que ao fato de ambos serem periodicamente alagados ou frequentemente ocuparem bacias de rios de água preta. Assim, é possível que os igapós sobre solos arenosos constituam importantes fontes de espécies para as campinas e campinaranas podendo também funcionar como corredores de dispersão para algumas destas espécies.

Segundo Stropp (2011b), as espécies de ecossistemas arenosos da Amazônia se tornaram altamente especializadas nestes ambientes, portanto apresentam desvantagens competitivas ao tentarem colonizar outros ambientes. Da mesma forma, espécies de outros ambientes também obtêm desvantagens competitivas ao tentarem colonizar os solos arenosos. No entanto este estudo também demonstrou que alguns gêneros encontrados nas campinaranas, como *Clathrotropis*, *Swartzia*, *Eperua* e *Virola*, podem ter origem das florestas de terra firme. Boubli (2002), Silveira (2003) e Banki (2010), também mostram uma pequena similaridade entre a flora das campinaranas e das florestas de terra firme. Ferreira (1997) acrescenta que as campinaranas têm mais afinidade com as florestas de terra firme o que pode ser explicado pelo fato de as campinaranas frequentemente ocuparem áreas ecotonais entre as florestas de terra firme a as campinas.

As campinas também possuem algumas espécies em comum com as restingas, a exemplo de *Pagamea guianensis*, *Humiria balsamifera* (FERREIRA, 2009; MEODONÇA, 2011), e *Tapirira guianensis* (FERREIRA, 2009). No entanto, estas espécies parecem ter surgido nos Andes, planaltos das Guianas ou Lhanos, onde sua frequência de ocorrência é consideravelmente maior, e conseguiram chegar às restingas utilizando as campinas e outras regiões de solos arenosos, a exemplo de cordilheiras onde predominam quartzitos, como trampolins ecológicos (FERREIRA, 2009). A ocorrência de *Tapirira guianensis*, por exemplo, foi relatada em várias regiões da Serra do Espinhaço - MG, onde o intemperismo dos quartzitos, principalmente, forma solos arenosos.

A maioria das espécies de campinas e campinaranas, principalmente as localizadas ao norte do Rio Negro, parece ter origem do Planalto das Guianas, dos Lhanos venezuelano e colombianos, como *Clusia columnaris*, *Cyrilla racemiflora*, *Ilex divaricata*, *Ouratea spruceana*, *Pagamea coriacea* e *Rhabdodendron amazonicum*. Muitas outras espécies também ocorrem, além destas regiões, em partes mais elevadas dos Andes, a exemplo de *Clusia renggerioides*, *Matayba arborescens*, *Eugenia biflora*, *Myrcia sylvatica* e *Cybianthus venezuelanus* (OLIVEIRA et al., 2001; FERREIRA, 2009;). De acordo com Kubitzki (1990), os arenitos do Planalto das Guianas pertencentes à Formação Roraima cobriam uma área muito maior do que a atual. Estendiam-se mais para o oeste até o sopé dos Andes. Embora estes arenitos não ocorram mais em tal extensão, uma grande quantidade de sedimentos arenosos foi liberada a partir da erosão deles e depositada principalmente na região norte da Bacia do Rio Negro o que contribuiu para o estabelecimento, nesta região, de uma ampla cobertura sedimentar predominantemente arenosa pertencente à Formação Içá, formando um substrato ideal para a colonização das espécies psamófilas. Assim, este ambiente arenoso deve ter selecionado alguns elementos que mais tarde se irradiaram. Uma evidência desta irradiação são as famílias Rapateaceae, Humiriaceae e Xiridaceae que possuem o centro de distribuição na região das Guianas e ampla distribuição em toda a bacia do Rio Negro (KUBITZKI, 1990).

Algumas campinas situadas mais próximas à transição com os cerrados do Brasil Central apresentam grande similaridade florística com este Bioma, a exemplo das situadas na Serra do Cachimbo e Serra do Ererê - PA. Estas campinas são ilhas em meio à vegetação de cerrado, o que favorece a troca de espécies entre estes ecossistemas (FERREIRA, 2009). Para este autor e Kubitzki (1990), o grande número de espécies vicariantes nas campinas amazônicas sugere que a irradiação e o isolamento destes ambientes são muito mais antigos do que a invasão das espécies de cerrado, portanto não há notável relação quanto à origem destes ecossistemas. Mesmo as campinas situadas em regiões ecotonais com o cerrado do Brasil Central se diferenciam deste último. Segundo Ferreira (2009), a similaridade florística entre estes dois ecossistemas se deve, provavelmente, a algumas espécies de cerrado que possuem faixas de tolerância mais largas (espécies generalistas) ou

especializadas em solos arenosos que podem ter obtido êxito em colonizar algumas campinas. Este processo de invasão das campinas por espécies do cerrado pode ter sido intensificada durante os períodos glaciais, os quais, segundo Brown e Ab'Saber (1979), foram caracterizados por maiores temperaturas e menor precipitação, favorecendo a expansão dos limites biogeográficos destas espécies. *Emmotum nitens*, *Alchornea discolor*, *Senna kuhlmannii* e *Byrsonima coccolobifolia* são exemplos de espécies que ocorrem tanto no Cerrado quanto nas campinas das regiões citadas neste parágrafo (FERREIRA, 2009).

Apesar de os glaciais do Pleistoceno e períodos mais frios e secos do Mioceno e Plioceno poderem ter facilitado a entrada de algumas espécies dos Cerrados na Amazônia (COLINVAUX et al., 1996; 2000), trabalhos como o de Ferreira (2009) e Mendonça et al., (2014) apontam que a discussão sobre origem de manchas de formações savânicas na Amazônia, que envolve teoria dos refúgios (HAFFER, 1969; BROWN; AB'SABER, 1979), se diferencia profundamente da discussão a respeito da gênese das vegetações psamófilas neste bioma pelos seguintes motivos: 1) O substrato em que as campinas e campinaranas ocorrem se diferencia do substrato onde os cerrados ocorrem, sendo que estes últimos muitas vezes ocupam solos mais argilosos e bem drenados, normalmente Latossolos (exceto algumas exceções como campos rupestres e veredas), ao contrário das primeiras, que são adaptadas a solos arenosos e com algum impedimento de drenagem; 2) Tanto as áreas de ocorrência quanto as formas destes ecossistemas são bastante distintas. As campinas e campinaranas ocorrem predominantemente no pediplano do Rio Negro e em forma de pequenas ilhas isoladas em regiões interflúvias, enquanto as savanas amazônicas ocorrem em grandes áreas no NE do de Roraima, Amapá e manchas no centro-leste da Amazônia; 3) As campinas e campinaranas são bastante distintas em relação à composição florística, apresentando vegetação composta por espécies exclusivas de determinada área, muitas provenientes do Planalto das Guianas, Lhanos e Andes, como dito anteriormente. Já as savanas amazônicas são muito similares quanto à composição florística, apresentando grande número de espécies de ampla distribuição nos cerrados.

Por fim, deve-se ressaltar a importância do padrão em forma insular das campinas e campinaranas para a formação de espécies. É possível que alguns táxons tenham se especiado *in situ* por efeito de vicariância, pois apresentam distribuição restrita a pequenas áreas ou algumas regiões como é o caso das espécies típicas de campina *Emmotum orbiculatum*, *Emmotum acuminatum*, *Pagamea macrophylla* e *Pagamea aracaensis* (FERREIRA, 2009), e de campinarana, *Aguilaria excelsa* e *Barcella odora* (OLIVEIRA et al., 2001).

11. CONCLUSÃO

Há muitas áreas onde predominam campinas e campinaranas ainda não estudadas ou pouco estudadas, sobretudo na bacia de Rio Negro. Pesquisas nessas áreas certamente possibilitarão a descoberta de novas espécies e poderão revelar estratégias de adaptações, bem como relações entre a vegetação e o meio físico ainda desconhecidos. Sugere-se que mais trabalhos sejam feitos nos campos da Geologia, Sedimentologia, genética de populações, Biogeografia, Geomorfologia e Pedologia para se produza uma bibliografia interdisciplinar sobre esses ecossistemas, assim contribuindo para que interpretações mais precisas e detalhadas sejam feitas acerca de sua história geocológica. Além disso, é fundamental que estes estudos tenham caráter interdisciplinar para que os processos que comandam a dinâmica entre campinas e campinaranas, bem como a relação destas fitofisionomias com as demais variáveis ambientais sejam melhores compreendidas.

REFERÊNCIAS

AB'SÁBER, A. N. **Amazônia do discurso à práxis**. São Paulo: Edusp, 1996.319 p.

AUBRÉVILLE, A. **Étude écologique des principales formations végétales du Brésil**. Étude écologique des principales formations végétales du Brésil. France: Cent. Tech. Forest. Trop. , 1961. 268 p.

ALLEN, A. P.; GILLOOLY, J. F. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. **Ecology Letters**, v. 9, p. 947-954, 2006.

ANDERSON, A. B. **Aspectos florísticos e fitogeográficos de campinas e campinaranas, na Amazônia Central, Manaus**. 1978. 83 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia/ Fundação da Universidade do Amazonas, Manaus. 1978.

ANDERSON, A.B. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. **Biotropica**, v. 13, p. 199-210, 1981.

BANKI, O. **Does neutral theory explain community composition in the Guiana shield forests?** PhD Thesis. Utrecht University, 2010.

BARBOSA, R. I.; FERREIRA, C.A.C. Biomassa acima do solo de um ecossistema de "campina" em Roraima, norte da Amazônia Brasileira. **Acta Amazônica**, v. 34, n. 4, p. 577-586, 2004.

BOUBLI, J. P. Lowland floristic assessment of Pico da Neblina National Park, Brazil. **Plant Ecology**, v. 160, p. 149-167 2002.

BOULET, R.; CHAUVEL, A.; LUCAS, Y. Les systèmes de transformation en pédologie. In: **Livre Jubilaire du Cinquantenaire de Association Française pour l'Étude du Sol**. Paris: AFES, 1984. p.167-179.

BRASIL. Departamento Nacional da Produção Mineral. **Projeto RADAM**. Folha NA.20 Boa Vista; geologia e geomorfologia. Rio de Janeiro, 1974 (Série Levantamentos de Recursos Naturais).

BROWN JR, K.S; AB'SABER, A. N. Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation and paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. **Paleoclimas**, São Paulo, 1979.

BUENO, G.T. **Appauvrissement et podzolisation des latérites du bassin du Rio Negro et gèneses des Podzols dans le haut bassin amazonien**. Doutorado em Geografia. Rio Claro. 2009.191p.

BUENO, G. T; NASCIMENTO, N. R; TRITSCH, E; Considerações acerca da evolução dos relevos nas paisagens podzolizadas da bacia do Rio Negro-AM. In ENCONTRO NACIONAL DA ASSOCIAÇÃO NACIONAL DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA EM GEOGRAFIA, 9, 2011, Goiânia. p. 7.

CAMPBELL, K. E; FRAYLEY, C. D; ROMERO PITTMAN, L. The Pan Amazonian Ucayali Plain, late Neogene Sedimentation in Amazonia, and birth of the modern Amazon river system. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 239, p. 166-219, 2006.

COLINVAUX, P., OLIVEIRA, P., MORENO, J., MILLER, M.; BUSH, M. A long pollen record from lowland Amazonia: Forest and cooling in glacial times. *Science*, v. 274, p. 85-88, 1996.

COLINVAUX, P.; OLIVEIRA, P.; BUSH, M. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. **Quaternary Sci. Rev.**, v.19, p.141-169, 2000.

CONNELL, J. H. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. **Science**, v. 199, p.1302-1310, 1978.

COOMES, D.A. Nutrient status of Amazonian caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes in litter fall and analyses of soils. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 27, p. 831-839. 1997.

COOMES, D.A.; GRUBB, P.J. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soil factors. **Vegetatio**, v.122 p. 167-191, 1996.

CORDEIRO, C. L. O.; ALFAYA, F. A. V. S.; ROSSETTI, D. F. Influência do solo e da elevação na estimativa de distribuição de campinarana em uma área transicional do Parque Nacional do Viruá – RR. Anais XVI Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto; 2013 Abr, 13-18; Foz do Iguaçu. INPE; 2013.

CPRM - Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais. **Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil. Projeto de Mapeamento Geológico / Metalogênico Sistemático Caravaraí**: Folhas NA.20-Z-B e NA.20-Z-D, NA.20-Z-A, NA.20-Z-C, NA.21-Y-C e NA.21-Y-A. Brasília, 2000.

DALY, D.C.; MITCHELL, J.D. Lowland vegetation of Tropical South America – An Overview, p. 391-454. In: Lentz, D. (Ed.). **Imperfect Balance**: Landscape transformations in the pre-Columbian Americas. Columbia University Press, 2000. p. 391-454.

DALY, D. C.; PRANCE, G. T. Brazilian Amazon. In: CAMPBELL D. G.; HAMMOND H. D. (Eds.). **Floristic Inventory of Tropical Countries**. NY: New York Botanical Garden, 1989. p. 401-426.

DINIZ, A.D. **Origem e dinâmica do mercúrio em sistemas de transformação Latossolo-Espodosolo na bacia do Rio Negro, Amazonas**. 2011, 132 p. Tese (Doutorado em Geografia) - Universidade Estadual Paulista-2011.

DUIVENVOORDEN, J.F.; SVENNING, J.-C.; WRIGHT, S.J. Beta Diversity in Tropical Forests. **Science**, 295, p.636-637, 2002.

FERREIRA, C. A. C. **Variação Florística e Fisionômica da Vegetação de Transição Campina, Campinarana e Floresta de Terra Firme, Manaus (AM)**. 1997. 112 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). UFRPE, Recife. 1997.

FERREIRA, C. A. C. **Análise comparativa de vegetação lenhosa do ecossistema de campina na Amazônia brasileira**. 2009. 277 f. Tese (Doutorado em Biologia Tropical e Recursos Naturais) - Convênio INPA e UFAM, Manaus. 2009.

FINE, P.V.A.; MESONES, I.; COLEY, P.D. Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. **Science**, v. 305, p. 663-665, 2004.

FINE, L.V.; MILLER, Z.J.; MESONES, I.; IRAZUZTA, S.; APPEL, H.M.; STEVENS, M.H.H.; SÄÄKSJÄRVI, I.; SCHULTZ, J.C.; COLEY, P.D. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. **Ecology**, v. 87, p. 150-162, 2006.

HAFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, v. 165, p. 131-137, 1969.

HERRERA, R.; JORDAN, C.F.; KLINGE, H.; MEDINA, E. Amazon Ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. **Interciencia**. v.3 p.223-232, 1978.

HUBBELL, S. P. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton University Press, 2001.

HUSTON, M. A. A General Hypothesis of Species Diversity. **The American Naturalist**, v.113, p.81-101, 1979.

HUSTON, M. A. **Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes**. Cambridge University Press, 1994.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Série Manuais Técnicos em Geociências No 1, Rio de Janeiro, 1992. 92p.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Diretoria de Geociências. Coordenação de Recursos Naturais e Estudos. **Projeto Sistematização das Informações Sobre Recursos Naturais**, 2000.

JACKSON, M.B.; COLMER, T.D. Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress. **Annals of Botany**, v. 96, p. 501-505, 2005.

JANZEN, D. H.. Tropical Blackwater Rivers, Animal and mast fruiting by Dipterocarpaceae. **Biotropica**, v.6, p. 69-103, 1974.

JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F.; SCHÖNGART, J.; COHN-HAFT, M.; ADENEY, J.M.; WITTMANN, F. A Classification of Major Naturally-Occurring Amazonian Lowland Wetlands. **Wetlands**, v. 31, p. 623-640. 2011.

KLINGE, H. Podzol soils in the Amazon Basin. *Journal of Soils Science*, v.16, p.96-103, 1965.

KUBITZKI, K. The ecogeographical differentiation of Amazonia inundation forests. **Plant Systematics and Evolution**, v.162, p.285-304, 1987.

KUBITZKI, K. The psammonophilous flora of northern South America. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v.64, p.248-253, 1990.

LISBOA, P. L. Estudo sobre a vegetação das campinas amazônicas. VI. Aspectos ecológicos de *Glycoxylon inophyllum* (Mart. ex Miq.) Ducke (Sapotaceae). **Acta Amazonica**, Manaus, v.6, n.2, p. 193-211, 1976.

LUCAS, Y; BOULET, R.; CHAUVEL, A. Intervention simultanée des phénomènes d'enfoncement vertical et de transformation latérale dans la mise en place des systèmes de sols de la zone tropicale humide. Cas des systèmes sols ferrallitiques-podzols de l'Amazonie Brésilienne. **C. R. Academie des Sciences de Paris**, p. 1395-1400, 1988.

LUIZÃO, R.C.C.; LUIZÃO, F. J.; PROCTOR. Fine root growth and nutrient release in decomposing leaf litter in three contrasting vegetation types in central Amazonia. **Plant Ecology**, v.192, p.225-236, 2007.

MAFRA, A.L.; MIKLÓS, A.A.W.; VOLKOFF, B.; MELFI, A.J. Pedogênese numa sequência Latossolo-Espodosolo na região Alto Rio Negro, Amazonas. **R. Bras. Ci. Solo**, v. 26 p. 381-394, 2002.

MARDEGAN, S. F. **Abundância natural de 15N em solos e folhas de áreas de campina e campinarana da reserva biológica da campina - INPA, região de Manaus, Amazonas**. 2007. 75 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Tropical e Recursos Naturais) - Convênio INPA e UFAM, Manaus, 2007.

MARTINS, F. R.; MATTHES, L. A. F. Respiração edáfica e nutrientes na Amazônia na região de Manaus: floresta Arenícola, campina, campinarana (I). **Acta Amazônica**, Manaus, AM. v.8, n.2, p.233-244, 1978.

MENDONÇA, A. F. M. **Campinaranas Amazônicas: pedogênese e relações solo-vegetação**. 2011. 110 f. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2011.

MENDONÇA, A. F. M; SIMAS, S. N. B; SHAEFER, C. E. G. R; FILHO, E. I. F; JÚNIOR, J. F. V; MENDONÇA, J. V. F. Podzolized soils and paleoenvironmental implications of white-sand vegetation (Campinarana) in the Viruá National Park, Brazil. **Geoderma Regional**, v.2, n.3, p.9-20, 2014.

MULLER, C. H. Phytotoxins as a plant habitat variables. Recent adv. **Phytochem**, v.3, p.105-121, 1970.

NASCIMENTO, N. R.; BUENO, G. T.; FRITSCH, E.; HERBILLON, A.J.; ALLARD, T.; MELFI, A.J.; ASTOLFO, R.; BOUCHER, H. LI, Y. Podzolization as a deferralization process: a study of

an Acrisol-Podzol sequence derived from Palaeozoic sandstones in the northern upper Amazon Basin. **European Journal of Soil Science**, v. 55, n. 3, p. 523-538, 2004.

OLIVEIRA, A. A.; DALY, D. C. VICENTINI, A.; COHN-HAFT, M. Florestas sobre areia: campinaranas e igapós. In OLIVEIRA, A. A.; DALY, D. C. Florestas do Rio Negro. São Paulo: Companhia das Letras, 2001. p. 179-220.

OLIVEIRA, J. B. *Pedologia Aplicada*. 4.ed. Piracicaba: Fealq, 2011. 592p.

PAROLIN, P., LUCAS, C., PIEDADE, M. T.; WITTMANN, F. Drought responses of floodtolerant trees in Amazonian floodplains. **Annals of Botany**, v.105, p.129-139. 2010.

PRANCE, G. T.; SCHUBART, H. O. R. Notes on the vegetation of Amazonia I. A preliminary note the origin of the open white sand Campinas of the lower Rio Negro, **Brittonia**, v.30, n.1, p. 60-63. 1978.

PRANCE, G.T. Islands in Amazonia. **Philosophical Transactions Biological Sciences**, v. 351, p. 823-833, 1996.

RICHARDS, P.W. *The Tropical rain forest*. Cambridge University Press. Cambridge, 1952. 450p.

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. São Paulo: Ed. da Universidade de São Paulo, 1979. v. 2. 374 p.

ROSENZWEIG, M. L. **Species Diversity in Space and Time**. Cambridge University Press, 1995.

ROSSETTI, D. F.; BERTANI, T.C.; ZANI, H.; CREMON, E.H.; HAYAKAWA, E. H. Late Quaternary sedimentary dynamics in Western Amazonia: implications for the origin of savanna/forest contrasts. **Geomorphology** (Amsterdam), v. 177-17, p. 74-92, 2012.

RUOKOLAINEN, K.; TOUSMITO, H.; VORMISTO; J. PITMAN, N. Two biases estimating range sizes of Amazonian plant species. **J. Trop. Ecol.**, v. 18 p. 935-942, 2002.

SCHAEFER, C. E. G. R.; MENDONÇA, B. A. F. de; FERNANDES FILHO, E. I. **Geoambientes e paisagens do Parque Nacional do Viruá Roraima**: esboço de integração da climatologia, solos, hidrologia e ecologia. Relatório Técnico/ICMBio. 2009. 51p.

SHONGART, J. ; PIEDADE, M. T. F. ; LUDWIGSHAUSEN, S. ; HORNA, V. ; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 1-17, 2002.

SILVEIRA, M. **Vegetação e Flora das Campinaranas do Sudoeste Amazônico (JU-008)**. Relatório de Defesa Técnica, Associação S.O.S. Amazônia, Rio Branco, 2003.28 p.

SPRUCE, R. Notes of botanist on the Amazon and Andes. London: A. R. Wallace, Macmillan 2, 1908.

STROPP, J. **Towards an understanding of tree diversity in Amazonian forests**. 2011. 168 f. Tese (Doutorado). Institute of Environmental Science, Utrecht University, 2011a.

STROPP, J.; VAN DER SLEEN, P.; ASSUNÇÃO, P. A.; SILVA, A. L. TER STEEGE, H. Tree communities of white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro. **Acta Amazônica**,

Manaus. v. 41, n.4. p, 521-544, 2011b. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0044-59672011000400010&script=sci_arttext> Acesso em: 02 mai. 2013.

TARGHETTA, N. **Comparação florística e estrutural entre florestas de igapó e campinarana ao longo de gradientes hidro-edáficos na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã, Amazônia Central.** 2012. 105 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 2012.

TINNIN,R.O.;MULLER,CH.. The allelopathic influence of *Avena fatua*: the allelopathic mechanism. **Bull. Torrey Bot. Club**, v. 99, p. 287-292, 1972.

TUOMISTO, H. R. K., KALLIOLA, R., LINNA, A., DANJOY, W., RODRIGUEZ, Z. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science**, v. 269, p. 63-66, 1995.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da Vegetação Brasileira, adaptada a um Sistema Universal.** Rio de Janeiro. IBGE, 1991.

VERDÚ, M. Age at maturity and diversification in woody angiosperms. **Evolution**, v. 56, p. 1352-1361, 2002.

VALE, G. D. **O efeito do solo, inundação e topografia sobre as campinaranas inundáveis na Amazônia.** 84 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 2011.

VICENTINI, A. A Vegetação ao Longo de um Gradiente Edáfico no Parque Nacional do Jaú,. In: Borges, S.H.; IWANAGA, S.; DURIGAN, C.C.; PINHEIRO, M.R. (Eds.). **Janelas para a Biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia.** Fundação Vitória Amazônica (FVA)/WWF/IBAMA, Manaus, Brasil, 2004. p. 117-143.

WHITMORE, T.C.; PRANCE, G.T. **Biogeography and Quaternary history in tropical America.** Clarendon Press, Oxford, 1978.

WITTMANN, F.; ZORZI, B.T.; TIZIANEL, F.A.T.; URQUIZA, M.V.S.; FARIA, R.R.; SOUSA, N.M.; MÓDENA, E.S.; GAMARRA, R.M.; ROSA, A.L.M. Tree Species Composition, Structure and Aboveground Wood Biomass of a Riparian Forest of the Lower Miranda River, Southern Pantanal, Brazil. **Folia Geobotanica**, v. 43, p. 397-411, 2008.

WORBES, M., KLINGE, H., REVILLA, J.D. E MARTINS, C. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forest in Central Amazonia. **J. Veg. Sci**, v. 3, p. 553-564, 1992.

WORBES, M. 1997. The Forest Ecosystem of the Floodplains, p. 223-265. In: Junk, W.J. The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. **Ecological Studies**, v. 126, p.223-265, 1997.