



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM



Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais – PPG/BTRN

Influência de componentes da estrutura da floresta na ocorrência e abundância de seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke, Amazonas, Brasil.

LÍLIAN FIGUEIREDO RODRIGUES

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais (PPG-BTRN), do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus – AM

2005

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM

Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais – PPG/BTRN

Influência de componentes da estrutura da floresta na ocorrência e abundância de seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke, Amazonas, Brasil.

LÍLIAN FIGUEIREDO RODRIGUES

ORIENTADOR: Dr. RENATO CINTRA

CO-ORIENTADOR: Dr. WILSON SPIRONELLO

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais (PPG-BTRN), do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Fontes Financiadoras: INPA, PNOPg/CNPq (Processo. 550303/01-04), PELD (Site 1) e CNPq (bolsa de estudo).

Manaus – AM

2005

RODRIGUES, Lilian Figueiredo

Influência de componentes da estrutura da floresta na ocorrência e abundância de seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke, Amazonas, Brasil.

Manaus: INPA/UFAM, 2004.

68p. : il.

Dissertação (mestrado)

1. Heterogeneidade ambiental 2. Palmeiras 3. Componentes da estrutura da floresta 4. Reserva Ducke 5. Ocorrência e abundância de espécies I. Título.

CDD ed.

Sinopse:

A influência de componentes de estrutura da floresta sobre a ocorrência e abundância de seis espécies de palmeiras adultas foi avaliada em uma área com 16 km² de floresta de terra-firme localizada na porção noroeste da Reserva Florestal Adolpho Ducke, próxima à cidade de Manaus. *Oenocarpus bataua* (Patauá), *Oenocarpus bacaba* (Bacaba) e *Oenocarpus minor* (Bacabinha) tiveram sua ocorrência e abundância influenciadas pela topografia do terreno e conseqüentemente pela disponibilidade de água no solo. A abundância de *Iriartella setigera* (Paxiubinha) também foi influenciada pela topografia do terreno. A abundância de árvores com DAP ≥ 10 cm teve efeito significativo na abundância de Bacaba, Bacabinha e Mumbaca. A variação na abundância de Mumbaca teve ainda uma relação inversa significativa com a variação na abundância de troncos mortos caídos no chão e com a abertura do dossel indicando que um maior número de indivíduos desta espécie ocorre em locais com menor incidência de luz e menor abundância de troncos caídos no chão. Os resultados deste estudo indicam que a heterogeneidade ambiental da floresta pode afetar a ocorrência e abundância de algumas espécies de palmeiras.

*“A Deus por sempre estar me dando forças para superar os obstáculos da vida, A Mamãe Natureza pelos prazeres proporcionados e a minha **Grande Família** por toda compreensão durante o tempo de criação, desenvolvimento e elaboração desta dissertação”.*

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer imensamente à colaboração de inúmeras pessoas que estiveram ligadas direta ou indiretamente a este estudo e fizeram possível a realização desta pesquisa. Muitas destas pessoas serão mencionadas aqui, porém, saibam as outras que por mais que não sejam aqui mencionadas jamais serão esquecidas. Desde já Obrigada! Primeiramente gostaria de agradecer ao meu pai Walter Lobo Rodrigues, minha mãe Gilda Margot e meus irmãos Mauro e Márcia Figueiredo Rodrigues, por todo apoio e carinho em todos os momentos;

Aos professores e orientadores da época de "facu" que torceram e me incentivaram a enveredar pelos caminhos da pesquisa. Também gostaria de agradecer aos amigos do PDBFF que estiveram comigo no período árduo de estudo para o ingresso no PPG/BTRN em Ecologia. Ma e Fla obrigadão pela força!

Ao Dr. Renato Cintra pela orientação, paciência e alto astral durante o mestrado e pela oportunidade de conhecer e trabalhar com algumas espécies de Palmeiras da Amazônia.

Meu eterno agradecimento! (Obrigada também pelas trocas de pneu do Lilimóvel)
Ao INPA pela logística fornecida durante este período e em especial ao Departamento de Pós-Graduação de Ecologia em nome dos coordenadores Bruce Nelson e Albertina Pimentel e das funcionárias Geize Vieira, Luiza e Isamar dos Anjos, pelas valiosas contribuições aos alunos da Pós-Graduação.

A todo corpo docente da Eco que não mediram esforços para nos ensinar mais um pouquinho de ecologia;

Ao CNPq pela concessão da bolsa de estudo e, que juntamente com o PELD (Site 1) pode auxiliar o financiamento deste projeto;

Aos pesquisadores Dra. Flávia Costa, Dra. Maria Tereza Fernandez Piedade, Dra. Ires de Paula, Dr. Jeffersson da Cruz, Ms. Flávia Pinto, Dr. Aldicir Scariot, Dr. Eduardo Lleras, pelas críticas e sugestões na aula de qualificação, no projeto inicial e revisão da versão final do estudo.

Aos companheiros de trabalho de campo: Marlisson, Lucas e Flecha que não mediram esforços na ajuda deste trabalho; Aos amigos e irmãos científicos Carol Castilho, Obed, Cris e Marcelinho pelas informações repassadas.

A Dra. Albertina Lima pela gentileza de ceder os dados de altitude para esta pesquisa; Aos amigos da Reserva Ducke: Nana, Edílson, Lourival, Pinguelo, Eugênio,... que sempre fizeram as noites em campo serem mais alegres.

Aos queridos amigos de turma: Ana Raquel, Anderson, Benjamim, Carlos, Carla Bantel, Carla Barezani, Dani, Deborah, Ju Leoni, Ju Schiatti, Márcia, Mauro, Mirto, Romilda, Thiago e Óleo.

Aos amigos de mestrado da turma de 2002 e 2004 pela convivência maravilhosa. Aos amigos de doutorado Thiago Izzo, Viviane, Menin, Domingos, Rafael Soares, Genimar Rebouças, Ana Tourinho pelas conversas enriquecedoras.

Aos *eternos* amigos do Inpa que fizeram estes dois anos serem mais que maravilhosos: Fabiano Waldez, Fabrízio Rafael, Victor Pazin, Genimar Rebouças, Milton Bianchin, Óleo, Carlinha Sardelli e Rafael Soares.

A galera da "Kátia" presente no postinho, Carlão, e nas festinhas.

Meu MUUUIITOO Obrigado!!!!!!!!!!!!!!

ÍNDICE GERAL

Lista de tabelas	I
Lista de figuras	II
Lista de apêndices	IV
Resumo	V
Abstract	VI
1. Introdução	1
2. Objetivos	
2.1. Geral.....	7
2.2. Específicos.....	7
3. Área de estudo	8
4. Biologia das espécies	13
4.1 <i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart	14
4.2 <i>Euterpe precatoria</i> Mart	15
4.3 <i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	15
4.4 <i>Oenocarpus bacaba</i> Mart	16
4.5 <i>Oenocarpus bataua</i> Mart	16
4.6 <i>Oenocarpus minor</i> Mart	17
5. Métodos	
5.1. Desenho amostral.....	19
5.2. Registro da abundância e ocorrência das seis espécies de palmeiras.....	21
5.3. Registro dos componentes de estrutura da floresta.....	21
5.3.1. Proporção da abertura do dossel.....	22
5.3.2. Espessura da liteira.....	23

5.3.3. Potencial hídrico do solo.....	25
5.3.4. Abundância de árvores com DAP ≥ 10	26
5.3.5. Abundância de troncos caídos no chão com DAP ≥ 10	26
5.3.6. Abundância de troncos mortos em pé com DAP ≥ 10	26
5.3.7. Topografia do terreno.....	27
6. Análises estatísticas.....	28
6.1. Efeitos dos componentes de estrutura da floresta sobre a ocorrência das espécies.....	28
6.2. Efeitos dos componentes de estrutura da floresta sobre a abundância das espécies.....	29
7. Resultados	
7.1. Variação nos componentes da estrutura da floresta na Reserva Ducke.....	30
7.2. Abundância e ocorrência das seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke.	31
7.3. Efeitos dos componentes de estrutura da floresta sobre a ocorrência das espécies.....	32
7.4. Efeitos dos componentes de estrutura da floresta sobre a abundância das espécies.....	33
8. Discussão	
8.1 – Abundância e ocorrência das seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke.....	40
8.2 – Efeitos dos componentes da estrutura da floresta na ocorrência e abundância das seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke.....	43
9. Considerações finais.....	53
10. Referências Bibliográficas.....	55
11. Apêndices.....	65

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Dados dos componentes da estrutura da floresta em 60 parcelas na Reserva Ducke.....	30
---	----

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Imagens de satélite LANDSAT de 2001, escala 1:50.000, do (A) estado do Amazonas-Brasil, destacando (B) a cidade de Manaus e a Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) e a região de confluência dos rios Negro, Solimões e Amazonas Fonte: Embrapa – Monitoramento de Satélite, www.cnpm.embrapa.br (julho, 2003).10
- Figura 2** – Tipos de floresta de “terra-firme” na Reserva Florestal Adolpho Ducke segundo Ribeiro *et al.* (1999).....11
- Figura 3** - Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke (INPA), em Manaus – AM, mostrando o platô central que divide as bacias de drenagem, os principais igarapés da área da reserva e o sistema de trilhas. As cotas altitudinais são apresentadas na legenda.....12
- Figura 4** - Espécies de palmeiras deste estudo. A - *Astrocaryum gynacanthum*; B - *Euterpe precatoria*; C - *Iriartella setigera*; D - *Oenocarpus bacaba*; E - *Oenocarpus bataua*; F - *O. minor* (Figuras A, B, C, D, E, tiradas de Lorenzi, 1996).....18
- Figura 5** – Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke (Ribeiro *et al.* 1999). Em destaque localização das 60 parcelas de coleta ao longo do sistema de trilhas existente. A localização das parcelas está listada no Apêndice I.....20
- Figura 6** – Desenho amostral de coleta da proporção da abertura de dossel, mostrando a disposição dos pontos de registros por parcela (Homem = Registro). Em destaque um registro com as quatro leituras na direção dos pontos cardeais; **B** - Desenho amostral de coleta da espessura da liteira. Os quadrados representam a disposição espacial das 21 subparcelas de 1m² amostradas.24
- Figura 7** – Resultados da análise de regressão linear múltipla para variação na abundância de *Astrocaryum gynacanthum* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores com DAP≥10cm, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão com DAP≥10cm). Alguns

números nos eixos são negativos porque a regressão parcial representa os desvios dos resultados esperados se todas as outras variáveis são mantidas constantes nas suas médias observadas.....35

Figura 8 – Resultados da análise de regressão linear múltipla para variação na abundância de *Iriartella setigera* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores com $DAP \geq 10\text{cm}$, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão com $DAP \geq 10\text{cm}$).....36

Figura 9 – Resultados da análise de regressão linear múltipla da variação na abundância de *Oenocarpus bacaba* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores com $DAP \geq 10\text{cm}$, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão com $DAP \geq 10\text{cm}$)..... 37

Figura 10 – Resultados da análise de regressão linear múltipla para variação na abundância de *Oenocarpus bataua* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores com $DAP \geq 10\text{cm}$, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão com $DAP \geq 10\text{cm}$).....38

Figura 11 – Resultados da análise de regressão linear múltipla para variação na abundância de *Oenocarpus minor* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores com $DAP \geq 10\text{cm}$, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão com $DAP \geq 10\text{cm}$).....39

LISTA DE APÊNDICES

Apêndice I - Lista da localização das parcelas na Reserva Florestal Adolpho Ducke (LO=Leste-Oeste / NS=Norte-Sul).....65

Apêndice II – Matriz de Correlação de Pearson para os componentes de estrutura da floresta amostrados em 60 parcelas distribuídas dentro da Reserva Ducke, Amazônia Central.....66

Apêndice III. Resultados das regressões logísticas múltiplas entre os componentes de estrutura da floresta, abundância de árvores com $DAP \geq 10$, abundância de troncos caídos no chão com $DAP \geq 10$, abundância de troncos mortos em pé com $DAP \geq 10$, proporção de abertura de dossel, espessura da liteira, topografia e ocorrência de *Astrocaryum gynacanthum*, *Euterpe precatoria*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* (N= 60 parcelas) na Reserva Ducke, Amazônia Central.....67

Apêndice IV. Resultados das regressões lineares múltiplas entre os componentes de estrutura da floresta, abundância de árvores com $DAP \geq 10$, abundância de troncos caídos no chão com $DAP \geq 10$, abundância de troncos mortos em pé com $DAP \geq 10$, proporção de abertura de dossel, espessura de liteira, topografia e abundância de indivíduos de *Astrocaryum gynacanthum*, *Euterpe precatoria*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* (N= 60 parcelas) na Reserva Ducke, Amazônia Central.....68

RESUMO

Ainda existe controvérsia sobre os mecanismos que afetam a diversidade de plantas em florestas tropicais. Alguns estudos têm explicado a riqueza de plantas baseados na heterogeneidade ambiental. Entretanto, em pequena escala as populações de plantas são submetidas a um alto grau de heterogeneidade ambiental, favorecendo a coexistência de um alto número de espécies por diferenças de nicho. Este estudo investigou se as variações em componentes de estrutura da floresta afetam a ocorrência e abundância de seis espécies de palmeiras encontradas em ambiente de Terra Firme na Amazônia Central. O estudo foi realizado entre outubro de 2003 e agosto de 2004 na Reserva Florestal Adolpho Ducke (02°55', 03°01'S; 59°53', 59°59'W) em Manaus-AM. Todas as palmeiras adultas das seis espécies e os componentes de estrutura da floresta foram registrados em sessenta parcelas de 50 x 50 m dentro de uma área de 16 Km², na parte oeste da Reserva. A ocorrência e abundância de *Oenocarpus bataua*, *O. bacaba* e *O. minor* foram influenciadas pela topografia do terreno e conseqüente disponibilidade de água no solo. A abundância de *Iriartella setigera* também foi influenciada pela topografia do terreno. A abundância de árvores com DAP ≥ 10 cm teve efeito significativo na abundância de *O. bacaba*, *O. minor* e *A. gynacanthum*. A variação na abundância de *A. gynacanthum* ainda teve uma relação inversa significativa com a variação na abundância de troncos mortos caídos no chão e com a abertura do dossel. Em geral os resultados indicam que a ocorrência e abundância de algumas espécies comuns de palmeiras na Amazônia Central podem ser afetadas pela heterogeneidade micro-ambiental determinada por variações em componentes de estrutura da floresta. A intensidade desses efeitos dependerá do tipo de componente estrutural ou da combinação da ação deles em conjunto e da espécie de palmeira considerada.

ABSTRACT

Controversy still exists about the mechanisms that affect plant diversity in tropical rainforests. Some studies have explained plant richness based on environmental heterogeneity. However plant populations are submitted to a relatively high degree of small-scale environmental heterogeneity, favoring the coexistence of high number of species by niche differences. This study investigated if the variation in some forest structural components affects the occurrence and abundance of six palm species founds on “Terra Firme” in the Central Amazon. The study was conducted between October 2003 and August of 2004 at Reserva Ducke (02°55’, 03°01’S; 59°53’, 59°59’W) in Manaus-AM. All adult palms of the six species and forest structural components were recorded in sixty 50 x 50 m plots within an area of 16 Km², in the western part of the Reserve. The occurrence and abundance of *Oenocarpus bataua*, *O. bacaba* and *O. minor* had been influenced by topography and consequent ground water availability. The abundance of *Iriartella setigera* also was influenced by the topography. The abundance of forest trees with DAP \geq 10 cm had significant effects in the abundance of *O. bacaba*, *O. minor* and *A. gynacanthum*. The variation in the abundance of *A. gynacanthum* was inversely related to the variation in the abundance of logs and forest canopy openness. In general the results point out that occurrence and abundance of some common palm species in Central Amazon can be affected by small-scale environmental heterogeneity determined by variations in some forest structural components from the microhabitats. The intensity of the effects was also dependent on the type of the forest structural components or their combined action and the palm species considered.

1. INTRODUÇÃO

Importância da heterogeneidade ambiental para coexistência das espécies

As florestas nas regiões tropicais são conhecidas por sua alta riqueza de espécies (Svenning 1999a, Vormisto *et al.* 2004a). Os mecanismos que mantêm essa alta diversidade são ainda discutidos (Janzen 1970, Condit *et al.* 1992, Wright 2002, Tuomisto *et al.* 2003, Cintra *et al.* 2005), porém muitos estudiosos concordam que essa alta diversidade nos trópicos é devida, ao menos em parte, à variedade de nichos ecológicos existentes. O nicho descreve a relação do indivíduo, ou da espécie, com a variedade de condições e qualidade de recursos disponíveis no seu hábitat. Essas relações de nicho das espécies proporcionam uma medida informativa da organização estrutural das comunidades biológicas (Ricklefs 1996).

A hipótese da heterogeneidade do habitat, um dos fundamentos da ecologia, assume que habitats estruturalmente complexos podem proporcionar mais nichos ecológicos e diversos caminhos de exploração e captação de recursos para as espécies e, por conseguinte, aumentar a diversidade de espécies em um determinado local (MacArthur & Wilson 1967, Bazzaz 1975).

Outra importante hipótese proposta para explicar o padrão de distribuição de muitas espécies vegetais em florestas tropicais reporta a importância das interações biológicas entre animais e plantas (Janzen 1970, Connell 1971). Nas florestas onde a predação de sementes por animais pode ser até de 90% (Howe *et al.* 1985, Janzen & Vázquez-Yanes 1991), a distância da fonte de dispersão ou árvore mãe e a predação pós-dispersão de sementes e plântulas por insetos e vertebrados podem ser importantes fatores para explicar a distribuição e abundância de árvores (Janzen 1970).

Segundo Clark *et al.* (1993), a hipótese da especialização de habitat proposta por Ashton (1969) pode ser responsável pela coexistência e alta riqueza de muitas espécies dentro

das florestas neotropicais; e grande parte da diversidade de plantas tropicais depende da heterogeneidade desses ambientes (Ricklefs 1977, Denslow 1980, Fowler 1988, Svenning 1999a).

Diversos estudos têm sido realizados, com o objetivo de explicar a riqueza de plantas e a coexistência de espécies em florestas tropicais (Ricklefs 1977, Connell 1978, Valencia *et al.* 1994, Wright 2002). É difícil, porém, explicar a coexistência de muitas espécies na comunidade de plantas, pois *a priori* elas estariam utilizando os mesmos recursos (Wright 2002). No entanto, pode-se dizer que os principais mecanismos mantenedores de diversidade e conseqüente coexistência de muitas espécies são, entre outros, a heterogeneidade ambiental em meso-escala, através da diversificação ou diferenciação de nicho (Ricklefs 1977, Connell 1978, Svenning 1999a, 2001a) e a mortalidade dependente da densidade (Janzen 1970, Terborgh *et al.* 1996).

As florestas tropicais apresentam uma grande heterogeneidade espacial natural, que também é produzida por perturbações naturais. Essa heterogeneidade pode se apresentar em várias escalas espaciais, e pode ser representada por uma infinidade de gradientes de fatores bióticos e abióticos. Entre eles estão as variações temporais e espaciais dos componentes da estrutura da floresta, tais como, a abertura e a altura do dossel, a espessura da liteira, fatores edáficos, a presença de outras plantas, animais mutualistas, pestes, topografia, a quantidade de água no solo disponível para as plantas, entre outros. Esses componentes da estrutura da floresta podem criar locais mais favoráveis que outros para a regeneração natural e estabelecimento, podendo alterar os padrões de distribuição e abundância de várias espécies de plantas (Harper 1977, Denslow 1987, Molofsky & Augspurger 1992, Cintra 1998, Cintra & Terborgh 2000, Svenning 2001a, Cintra *et al.* 2005).

Diversos trabalhos reportam a influência da heterogeneidade da floresta sobre a distribuição espacial das espécies (Svenning 1999a, Castilho 2000, Svenning 2001a, b). A

heterogeneidade ambiental afeta de forma distinta os diferentes estágios de vida das plantas durante o seu recrutamento (Russel & Schupp 1998). Assim, a natureza do ambiente em torno de um indivíduo e seus efeitos sobre ele, podem ser importantes na determinação da dinâmica populacional e composição da comunidade de plantas (Fowler 1988). Segundo alguns estudiosos, uma população ou uma comunidade de plantas está sujeita a um alto grau de heterogeneidade ambiental em pequena escala, e grande parte dessa variação micro-ambiental afeta o comportamento individual das plantas em todos os aspectos: sobrevivência, crescimento, fecundidade e estabelecimento (Fowler 1988, Hutchings 1997, Svenning 1999a, Cintra & Terborgh 2000, Svenning 2001a).

Heterogeneidade devida a fatores abióticos e bióticos

As florestas tropicais úmidas são caracterizadas por uma considerável heterogeneidade na estrutura da comunidade de plantas, e muito dessa variação espacial é devida à ocorrência de mosaicos edáficos ou variação na química e textura dos solos, drenagem e topografia (Clark *et al.* 1995). Vários estudos conduzidos em florestas maduras, independente das escalas espaciais, têm demonstrado um efeito forte da heterogeneidade edáfica e topográfica na composição florística (Lieberman *et al.* 1985, Kahn 1987, Basnet 1992, Oliveira-Filho *et al.* 1994, Tuomisto & Ruokolainen 1994, Clark *et al.* 1995).

Por outro lado, a cobertura vegetal ao nível do solo, a quantidade de luz e a quantidade da liteira variam espacialmente dentro da floresta e podem também afetar o recrutamento e sobrevivência de sementes e plântulas e, conseqüentemente, a distribuição e abundância de árvores (Janzen 1970). A variação interespecífica na queda de folhas, observada em muitas florestas tropicais, resulta em significativa heterogeneidade espacial no chão das florestas devido à variação temporal e espacial na liteira, aumentando assim a diversidade de micro ambientes e influenciando o micro clima e a disponibilidade de

nutrientes no local (Denslow 1980, Luizão & Schubart 1987, Molofsky & Augspurger 1992, Cintra & Terborgh 2000).

A variação na espessura da liteira não só pode influenciar as possibilidades de germinação e sobrevivência das sementes pela mudança nas condições de umidade e temperatura do solo, como também pode diminuir ou aumentar as chances de descoberta dessas sementes por predadores (Sork 1983). Na Amazônia Peruana, em um estudo com a palmeira *Astrocaryum murumuru* **Mart.**, Cintra (1997) reporta a influência da espessura da liteira em plântulas e sementes desta espécie. Segundo o autor, a sobrevivência de sementes desta espécie foi significativamente mais alta em locais cobertos pela camada de liteira e esteve positivamente correlacionada com a espessura da camada de liteira. A sobrevivência de plântulas de *A. murumuru* também foi significativamente correlacionada com a espessura da liteira.

A variação nas condições de abertura do dossel e, conseqüentemente, na intensidade de penetração de luz incidente, é uma das maiores fontes de heterogeneidade microambiental em florestas tropicais úmidas (Svenning 2001a). Essa heterogeneidade criada principalmente pela queda de árvores, ramos e folhas de palmeiras (Denslow 1987, Clark 1990), e também pelo espaçamento natural produzido dentro e entre as copas das árvores que permanecem em pé e vivas, pode criar uma série de diferentes micro-ambientes que afetam o recrutamento de espécies florestais, e contribuem significativamente para a diversidade das florestas tropicais (Denslow 1987).

Vale aqui ressaltar que muitos estudos têm concentrado esforços em analisar a dinâmica das comunidades não só de árvores, mas também de palmeiras. Entretanto, são as populações de cada espécie que estão sendo mais diretamente afetadas por fatores ecológicos e ambientais.

Palmeiras e a heterogeneidade micro-espacial da floresta

As palmeiras são um dos mais abundantes e diversos grupos de plantas nas florestas úmidas Neotropicais (Clark *et al.* 1995, Scariot 1999) e, pela forma e aspecto, uma das famílias mais características da flora tropical (Lorenzi 1996, Ribeiro *et al.* 1999). Muitas palmeiras são restritas aos trópicos e aproximadamente 75% às florestas tropicais úmidas (Dransfield 1978). São encontradas em todos os estratos da floresta, desde o sub-bosque até o dossel, em todos os solos e tipos de relevo, e exibem uma variedade de formas de crescimento (Kahn & Castro 1985).

A heterogeneidade ambiental em pequena escala é muito importante na ecologia e na diversificação da rica flora de palmeiras que habita os bosques úmidos neotropicais (Svenning 1999a, 2001a). Pode favorecer a coexistência local de um alto número de espécies de palmeiras por diferenças de nichos, e provavelmente é um importante fator na diversificação dessas plantas (Svenning 2001a). A alta densidade de palmeiras de sub-bosque atua como um “filtro” no recrutamento de árvores, limitando a abundância de plântulas e jovens (Denslow *et al.* 1991) e potencialmente influenciando a composição de espécies de árvores (George & Bazzaz 1999).

A topografia do local é um dos mais importantes aspectos da heterogeneidade ambiental com forte influência na distribuição de palmeiras (Kahn & Castro 1985, Kahn 1987, Kahn & Mejia 1990, Svenning 1999a). Um estudo em uma floresta de terra-firme perto do Rio Urucu, mostrou que a densidade de palmeiras de algumas espécies é maior em áreas onde o solo não é bem drenado, do que naquelas nas quais é bem drenado (Peres 1994).

Na Amazônia Peruana tem sido demonstrado que o nível de inundação do ambiente e fatores bióticos, como a dispersão de sementes, também podem ser responsáveis pela especificidade de habitat de palmeiras (Losos 1995). Kahn & Castro (1985) acreditam que o principal fator ambiental limitante na determinação da densidade e distribuição de algumas

espécies de palmeiras é a intensidade de luz no sub-bosque da floresta e não a água. No entanto, Scariot *et al.* (1989), estudando a distribuição e densidade de oito espécies de palmeiras em ambientes sazonalmente alagados na Amazônia Oriental verificaram que tanto a umidade do solo como a intensidade da luz são os dois fatores ambientais chaves na distribuição e densidade de palmeiras.

Alguns elementos do ambiente, como troncos caídos no chão, grupos de lianas e raízes tabulares podem servir como esconderijos para estocagem de alimento, para pequenos e médios mamíferos predadores de sementes, tais como ratos, esquilos, cutias e pacas, deixando as sementes menos expostas e com mais probabilidade de sobrevivência à predação por outros vertebrados predadores (Kiltie 1981, Smythe 1989). Esses elementos do ambiente são importantes componentes estruturais, pois podem afetar a dinâmica de recrutamento populacional de plântulas de palmeiras e favorecer o processo de regeneração natural em florestas tropicais naturais (Cintra 1998).

Portanto, para compreender os mecanismos que determinam a coexistência das espécies, estudos sobre o efeito da heterogeneidade da floresta, produzida pela variação em componentes de sua estrutura, e na ocorrência e abundância de cada espécie de planta são extremamente importantes, assim como suas aplicações práticas em relação à conservação de biodiversidade, ao uso de recursos naturais e à restauração de áreas degradadas (Tuomisto *et al.* 2003). Esse entendimento deve também subsidiar ações de conservação e manejo adequado para o uso sustentável das palmeiras.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral

O objetivo deste estudo foi determinar como a estrutura da floresta influencia a distribuição (abundância e ocorrência) de seis espécies de palmeiras da Amazônia.

2.2. Objetivo Específico

- ✓ Como a abertura do dossel, a espessura da liteira, o potencial hídrico do solo, a topografia do terreno, a abundância de árvores, de troncos caídos no chão e de troncos mortos em pé afetam a ocorrência e a abundância de *Astrocaryum gynacanthum* **Mart.**, *Euterpe precatória* **Mart.**, *Iriartella setigera* (**Mart.**) **H. Wendl.**, *Oenocarpus bacaba* **Mart.**, *Oenocarpus bataua* **Mart.** e *Oenocarpus minor* **Mart.**, em floresta de terra firme na Amazônia Central.

3. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke – RFAD (02°55' e 03°01'S; 59°53' e 59°59'W), do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada a nordeste de Manaus (Fig. 1), no km 26 da Rodovia Manaus-Itacoatiara (AM-010). A Reserva possui uma área de floresta primária de 10.000 hectares, classificada como Tropical Úmida de Terra Firme, uma vez que não é inundada pela cheia dos rios (Guillaumet 1987), e caracterizada pela abundância de palmeiras acaules como *Astrocaryum* spp. e *Attalea* spp. (Guillaumet & Kahn 1982).

O clima é equatorial úmido, com uma temperatura média anual de 26 °C e uma precipitação anual média de 2.362 ± 400 mm. A estação seca ocorre de julho a setembro (Marques Filho *et al.* 1981), seguida por uma estação chuvosa, sendo março e abril, os meses de maior precipitação.

Segundo Ribeiro *et al.* (1999) o relevo é ondulado com uma variação altitudinal de 80 m entre os platôs e as partes mais baixas. Na Reserva ocorre um gradiente de floresta de “terra-firme” (platô, vertente, campinarana e baixio) onde a florística e estrutura dessas formações são determinadas pelo tipo de solo e relevo (Fig. 2). Nos platôs os solos são do tipo latossolo (oxissol) mais argilosos enquanto que nos baixios os solos são mais arenosos (Chauvel *et al.* 1987, Ribeiro *et al.* 1999).

Existe na RFAD um divisor de águas (um platô atravessando o centro da reserva no sentido norte-sul) que separa as duas bacias hidrográficas (Fig. 3). A leste, a bacia é formada por igarapés que drenam suas águas para o rio Amazonas (água barrenta); enquanto que para o oeste, drenam para o rio Negro (água preta). Dentro das bacias existem ainda cinco micro-bacias formadas a oeste pelos igarapés Barro Branco, Acará e Bolívia e a leste pelos igarapés Tinga, Uberê e Ipiranga.

Por estar muito próxima a Manaus, a Reserva Florestal Adolpho Ducke constitui hoje uma das áreas de floresta primária da região Amazônica mais bem estudada, principalmente no que se refere à flora (Ribeiro *et al.* 1999). Esta reserva é uma das poucas áreas verdes dentro de Manaus que ainda conserva uma grande diversidade de espécies vegetais e animais. Nos últimos anos a cidade chegou aos limites sul e oeste da Reserva, hoje adjacente ao bairro Cidade de Deus. Apenas no limite leste a reserva continua ligada à floresta contínua (Ribeiro *et al.* 1999).

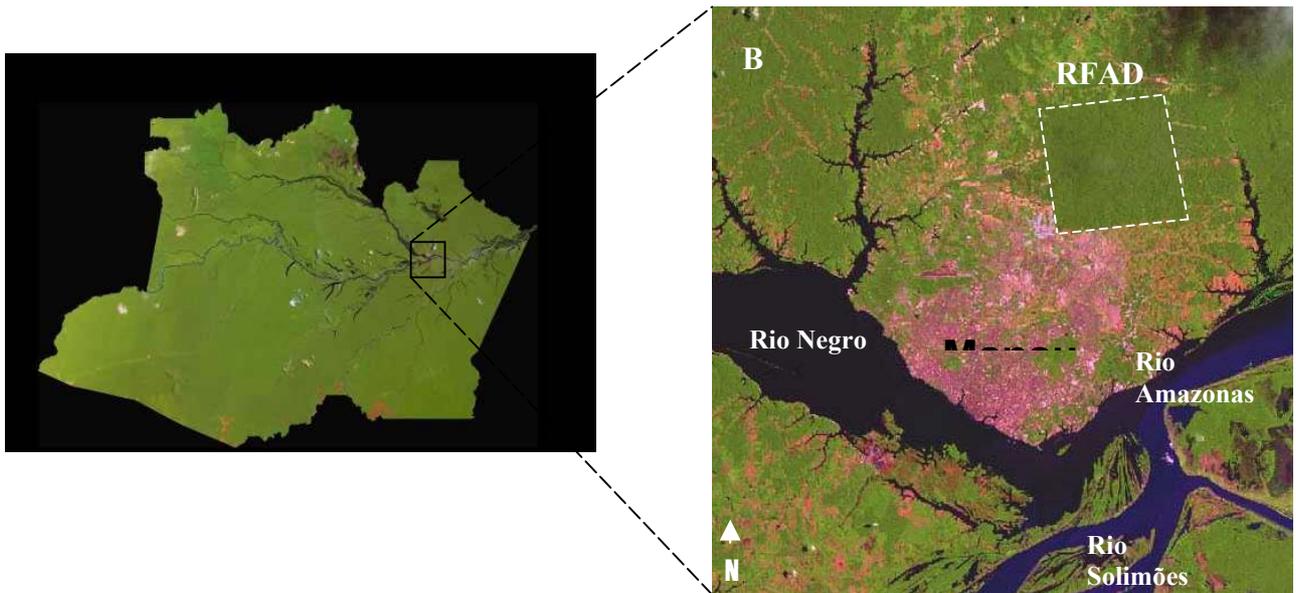


Figura 1. Imagens de satélite LANDSAT de 2001, escala 1:50.000, do (A) estado do Amazonas-Brasil, destacando (B) a cidade de Manaus e a Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) e a região de confluência dos rios Negro, Solimões e Amazonas Fonte: Embrapa – Monitoramento de Satélite, www.cnpm.embrapa.br (julho, 2003).

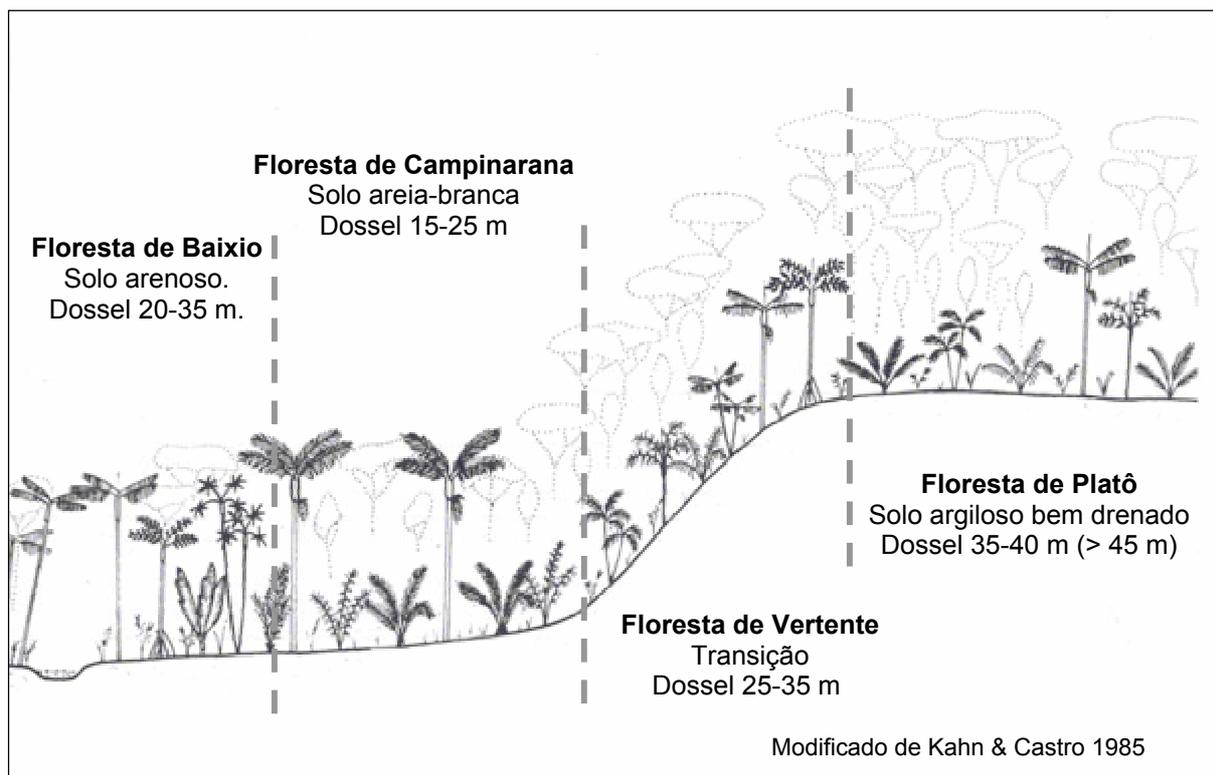


Figura 2. Tipos de floresta de “terra-firme” na Reserva Florestal Adolpho Ducke segundo Ribeiro *et al.* (1999).

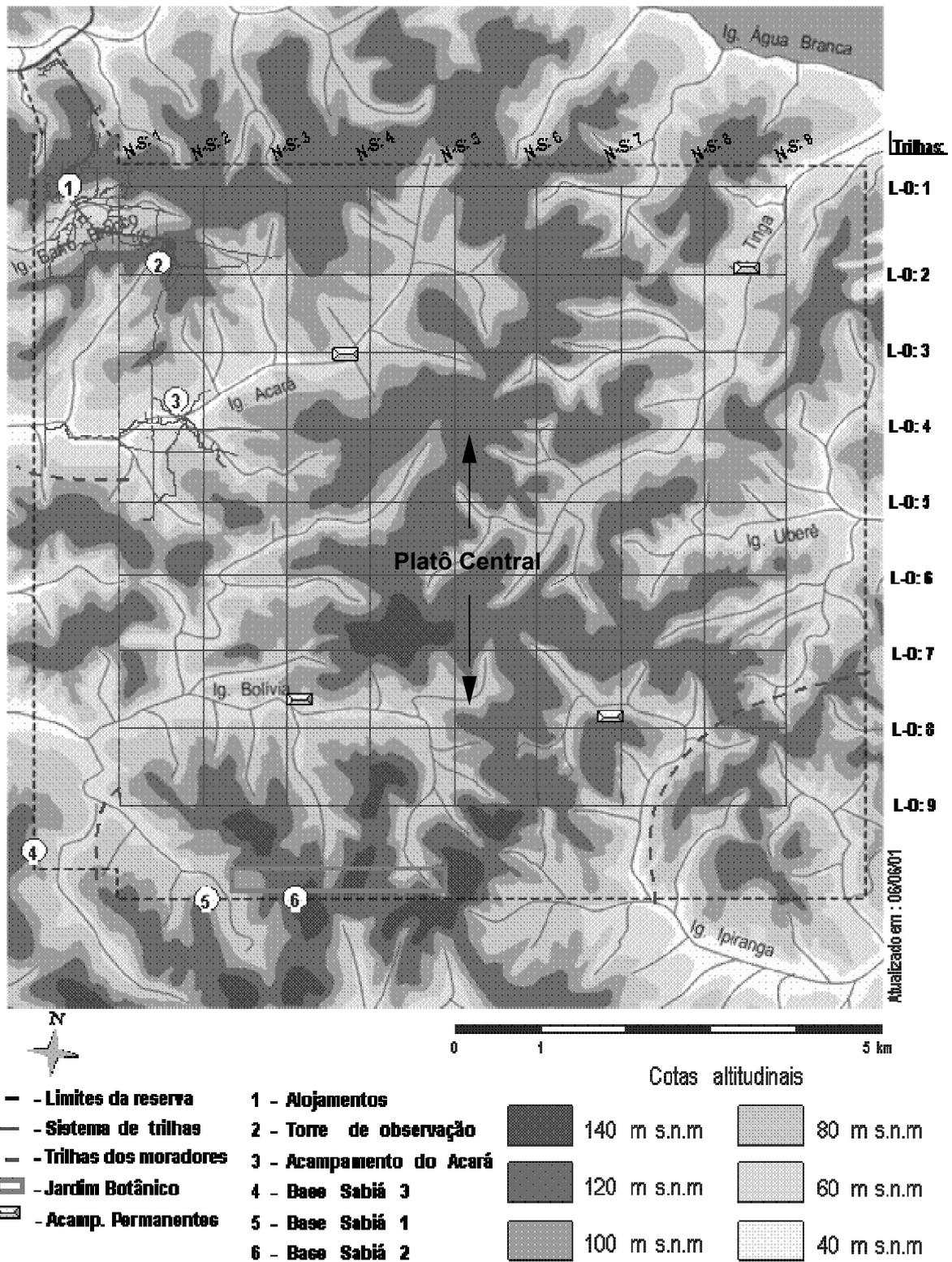


Figura 3. Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke (INPA), em Manaus – AM, mostrando o platô central que divide as bacias de drenagem, os principais igarapés da área da reserva e o sistema de trilhas. As cotas altitudinais são apresentadas na legenda.

4. BIOLOGIA DAS ESPÉCIES

Palmeiras (Família Arecaceae) formam um grupo isolado dentro das Monocotiledôneas. Estão entre as plantas mais antigas do globo e seus vestígios remontam a mais de 120 milhões de anos (Lorenzi 1996). Só a região amazônica possui mais de 180 espécies de palmeiras, distribuídas em 39 gêneros nativos (Kahn & de Granville 1992). Elas são uma das mais proeminentes famílias de plantas vasculares nas florestas tropicais, e têm sua taxonomia bem conhecida, sendo importantes componentes dos ecossistemas de florestas neotropicais (Gentry 1991, Kahn & de Granville 1992, Henderson 1995, Henderson *et al.* 1995). A Amazônia Ocidental é uma das regiões mais ricas em diversidade de espécies de palmeiras nas Américas (Lleras *et al.* 1983, Kahn *et al.* 1988). Em algumas áreas no oeste da Amazônia algumas espécies de palmeiras estão entre as árvores mais abundantes da floresta (Gentry & Terborgh 1990).

As palmeiras possuem ampla distribuição nas florestas tropicais e estão presentes em todos os estratos da floresta. Este grupo vegetal é conhecido por sua grande importância econômica e ecológica. Nas florestas tropicais, frutos, sementes e plântulas de palmeiras são consumidos por invertebrados e vertebrados, constituindo importantes componentes da dieta de mamíferos (Silvius 1999) e em alguns locais, no período de escassez de frutos na floresta, são recursos-chave para algumas espécies de animais (Terborgh 1986, Spironelo 1991) sendo, portanto, uma das principais fontes de energia durante este período.

As palmeiras constituem elementos importantes na composição do paisagismo nacional, sendo utilizadas como componentes de parques e jardins (Lorenzi 1996). Na região amazônica, as folhas e caules (estipes) de palmeiras são tradicionalmente usados pela população humana na construção de moradias e na confecção de artesanato em geral, e os seus frutos amplamente utilizados na culinária regional. Por ocuparem uma posição especial dentro dos ecossistemas tropicais no que diz respeito a sua importância na dinâmica florestal e

pelo grande potencial econômico que possuem, o estudo das palmeiras tem recebido maior atenção não somente em consideração à sua taxonomia, mas também para os estudos de biologia de populações e sistemas reprodutivos (Scariot *et al.* 1989, Cruz 2001, Lepsch-Cunha, 2003).

Na Reserva Florestal Adolpho Ducke a família Arecaceae está representada por 45 espécies distribuídas em 15 gêneros (Ribeiro *et al.* 1999). Seis espécies de palmeiras foram selecionadas para o estudo (Fig. 4): *Euterpe precatoria* (Açaí), *Astrocaryum gynacanthum* (Mumbaca), *Oenocarpus minor* (Bacabinha), *Oenocarpus bacaba* (Bacaba), *Oenocarpus bataua* (Patauá) e *Iriartella setigera* (Paxiubinha).

4.1. *Astrocaryum gynacanthum* Mart.

Palmeira comum no interior da floresta tropical, em áreas não inundáveis. É conhecida no Brasil como Marajá-assu ou Mumbaca. Ocorre na Bolívia, Colômbia, Guianas e Venezuela. No Brasil encontra-se nos Estados do Acre, Amapá, Amazonas, Maranhão, Pará e Rondônia (Henderson 1995). Apresenta estipes múltiplos, finos, de 1 a 10 m de altura (Kahn & Millán 1992), revestidos de espinhos de até 15 cm de comprimento, em anéis distanciados de 8 a 10 cm. Folhas com até 2 m de comprimento, com folíolos lineares de 50 cm de comprimento. O mesocarpo é comestível e a madeira é utilizada na confecção de vários utensílios (Lorenzi 1996). Na Reserva Ducke está entre as três espécies de palmeiras mais abundantes (Cintra *et al.* 2005).

4.2. *Euterpe precatoria* Mart.

Ocorre nas matas tropicais úmidas de baixa altitude, geralmente junto aos rios, chegando a estar presente em regiões com altitudes de até 350 m de elevação. É uma espécie de ampla distribuição desde Belize até o Brasil onde ocorre no Acre, Amazonas, Pará e Rondônia. Possui estipe solitário ou menos freqüentemente em touceira, com 10 a 20 m de altura. Suas folhas são pinadas e as pinas são lineares, regularmente arranjadas e distribuídas em um plano. Os frutos são globosos, de cor roxo-escuro quando maduros (Henderson 1995). Espécie produtora de palmito e vinho de açaí, freqüentemente consumido pelas populações locais e por turistas. Seus troncos são utilizados na construção de casas e suas raízes são medicinais (Lorenzi 1996).

4.3. *Iriartella setigera* (Mart.) H. Wendl.

Possui estipe simples ou formando touceiras de 2 a 10 estipes principais, geralmente com raízes aéreas aparentes e de 3 a 10 m de altura (Henderson 1995). Folíolos inteiros, frutos elipsóides. Ocorre na Colômbia, Venezuela, Guiana e Brasil (Roraima, Pará e Amazonas), em terrenos baixos, tanto em terra firme como em áreas inundáveis, até 700 m de altitude. Seu estipe cortado em lascas é utilizado na confecção de assoalhos, cercas e paredes; e a madeira tem uso especial pelos índios da região amazônica na confecção de zarabatanas. A espécie é muito ornamental, possuindo grande valor paisagístico (Lorenzi 1996).

4.4. *Oenocarpus bacaba* Mart.

Também conhecida como Bacaba, é uma palmeira de ocorrência em áreas de baixa altitude e de terra firme nas matas tropicais úmidas, em locais com até 700 m de elevação (Lorenzi 1996). Segundo Henderson (1995) está presente no nordeste e na parte central da região amazônica, na Colômbia, Venezuela, Guianas e Brasil (Amazonas, Acre, Rondônia e Pará), sendo mais freqüente no Pará e Amazonas. É uma das espécies arbóreas mais abundantes na Amazônia Central (Rankin-de-Merona *et al.* 1992). O estipe é solitário e apresenta de 7 a 22 m de altura, as folhas são pinadas e os frutos globoso-elipsóides, de cor roxo-escura (Henderson 1995). Seu potencial econômico baseia-se principalmente na utilização da polpa, na extração de um óleo comestível, semelhante ao azeite de oliva, e o palmito.

4.5. *Oenocarpus bataua* Mart.

Apresenta estipe solitário, com 4 a 26 m de altura, freqüentemente com numerosas raízes na base. As folhas são pinadas e eretas, os frutos são elipsóides ou oblongos, roxo-escuros quando maduros. Ocorre desde o Panamá até o Brasil onde é encontrado no Acre, Amazonas, Pará e Rondônia, nas matas úmidas de baixa altitude e de solos alagados, nas margens de rios e, ocasionalmente, na terra firme (Henderson 1995). A polpa dos frutos fornece o “vinho-de-patauá” e o óleo amarelo-claro, transparente, de odor suave, utilizado na culinária e na fabricação de sabões e de estearina. Seus frutos são muito procurados pela fauna. Segundo Spironelo (1991), seus frutos constituem um recurso primordial para o macaco-prego (*Cebus apella*) durante o período de maior escassez de recursos na floresta.

4.6. *Oenocarpus minor* Mart.

Presente na Bolívia, Colômbia, Equador, Peru e Brasil, onde ocorre no Amazonas, Pará e Rondônia, a Bacabinha, como é conhecida vulgarmente, ocorre nas matas tropicais úmidas de baixa altitude e de terra firme ou, ocasionalmente, em áreas alagadas. Seus estipes são múltiplos ou raramente solitários, com 2 a 8 m de altura, suas folhas são pinadas, com pinas lineares, distribuídas e espalhadas regularmente em um plano, e a bainha, raque e pecíolo são cobertos com tomentos ou escamas castanho avermelhado (Henderson 1995). Os frutos são globoso-elipsóides, roxo-escuros quando maduros (Lorenzi 1996). A espécie é muito ornamental, com potencial paisagístico. A polpa fornece vinho de preparo e consumo semelhante ao do açáí e de outras bacabas.

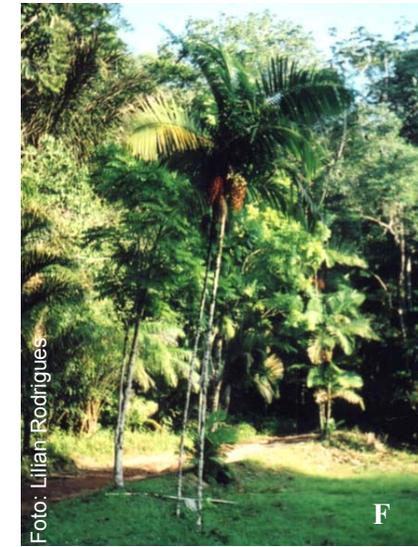
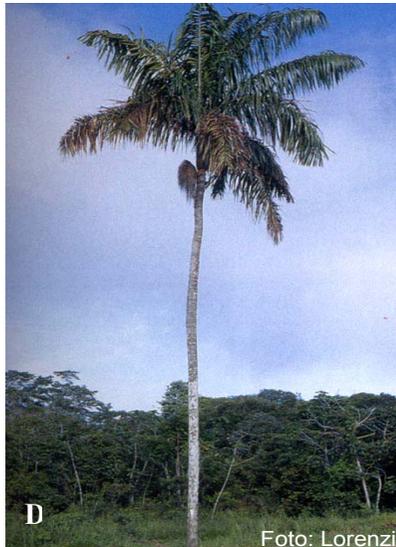
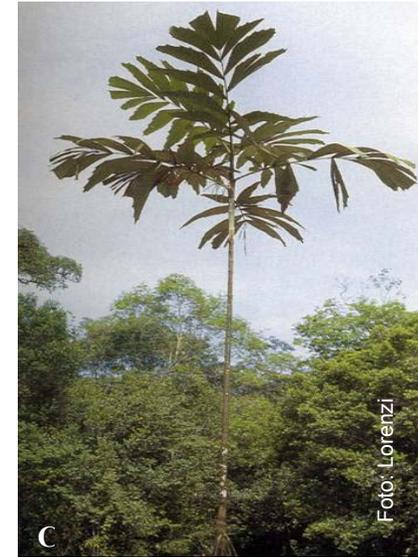
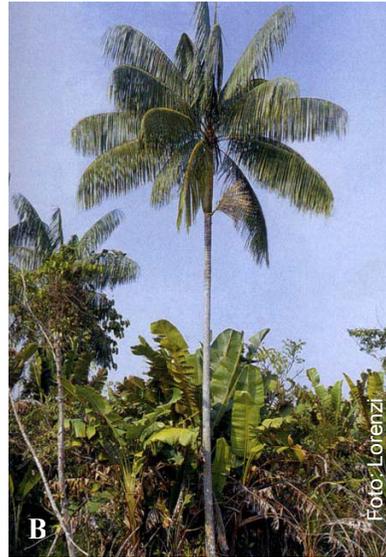


Figura 4. Espécies de palmeiras deste estudo. A - *Astrocaryum gynacanthum*; B - *Euterpe precatoria*; C - *Iriartella setigera*; D - *Oenocarpus bacaba*; E - *O. bataua*; F - *O. minor* (Figuras A, B, C, D, E, tiradas de Lorenzi, 1996).

5. MÉTODOS

5.1. Desenho amostral

A Reserva Florestal Adolpho Ducke têm um sistema regular de trilhas, no qual, cada trilha têm 8 km de extensão sendo separadas entre si por 1 km de distância, sendo 9 trilhas posicionadas no sentido norte-sul e 9 no sentido leste-oeste (Fig. 3). Nas trilhas, a cada 100 m, existe um sistema de marcação com tubos de PVC e placas de identificação que indicam o número da trilha e a posição na mesma. O sistema de trilhas cobre uma área de 64 Km², sendo que apenas 16 Km², localizados a noroeste da reserva (Fig. 5), foram utilizados para a coleta de dados neste estudo. A escolha desta área dentro da reserva teve o intuito de remover *a priori* os efeitos em larga escala espacial das micro-bacias.

Ao longo do sistema de trilhas, parcelas de 50 m x 50 m foram aleatoriamente sorteadas, respeitando um critério adotado de independência das observações (distância mínima entre parcelas de 200 m - Apêndice I), perfazendo um total de 60 parcelas. As parcelas foram localizadas sempre à direita da trilha no sentido crescente da numeração, ou seja, no sentido norte-sul e no sentido leste-oeste. Para demarcar os limites das parcelas de 50 m x 50 m, foram utilizadas as trilhas como um dos lados das parcelas, trenas de 50 m e bússola.

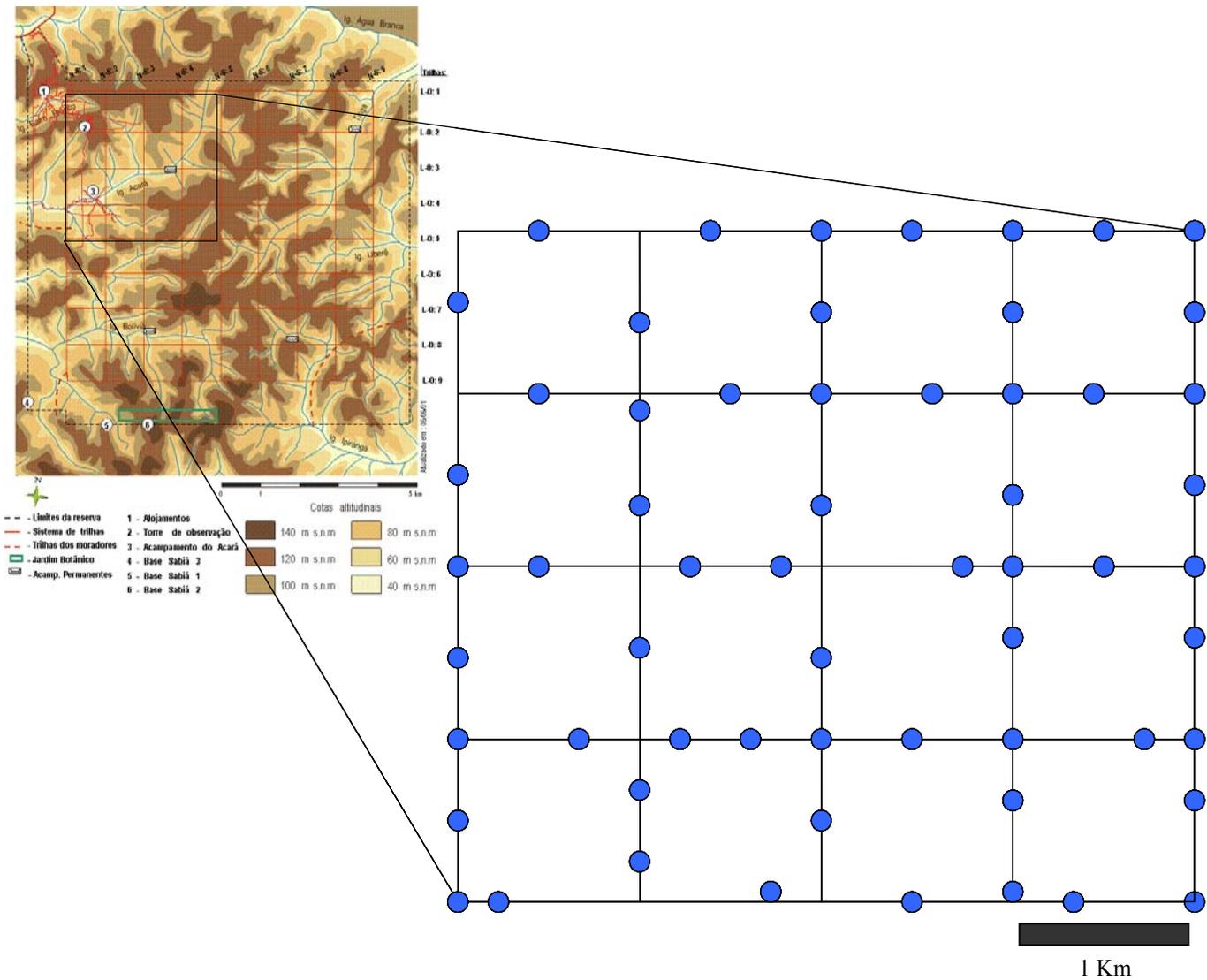


Figura 5. Mapa da Reserva Florestal Adolpho Ducke (Ribeiro *et al* 1999). Em destaque localização das 60 parcelas de coleta ao longo do sistema de trilhas existente. A localização das parcelas está listada no Apêndice I.

5.2. Registro da abundância e ocorrência das seis espécies de palmeiras

Em cada parcela foram identificados, com o auxílio do livro Guia da Flora da Reserva Ducke (Ribeiro *et al.* 1999), e registrados todos os indivíduos adultos das seis espécies de palmeiras selecionadas para o estudo. A ocorrência das espécies selecionadas foi registrada como presença ou ausência dentro das parcelas de 50 m x 50 m. Para estimar a abundância das espécies selecionadas para o estudo, foram contados todos os estipes (caules das palmeiras) dos indivíduos adultos presentes dentro das parcelas. Trenas foram utilizadas para dividir a parcela em quatro, visando otimizar a amostragem.

Consideraram-se como adultos todos aqueles indivíduos com estipes expostos e férteis (com inflorescência e/ou infrutescência) ou com alguma indicação de reprodução, tal como a presença de frutos antigos no ráculo, bráctea peduncular ou ainda as marcas de cachos em indivíduos que já não mais possuíam outras características reprodutivas evidentes.

Como as espécies selecionadas para o presente estudo podem reproduzir-se vegetativamente formando touceiras, para as espécies que se apresentaram em forma de touceira foram considerados como um indivíduo cada um dos estipes expostos dessas espécies e não o conjunto de estipes formado nas touceiras.

5.3. Registro dos componentes de estrutura da floresta.

Os componentes da heterogeneidade espacial da estrutura da floresta incluídos neste estudo foram escolhidos por já terem sido avaliados em outros estudos (Barros 2003, Cintra *et al.* 2005, Cintra *et al.* no prelo, Derzi & Cintra no prelo) e por evidências de seus efeitos em outros grupos vegetais.

5.3.1. Proporção de abertura do dossel

Para registrar a abertura do dossel da floresta foi utilizado um densiômetro esférico côncavo (Modelo C – Robert E. Lemonn, Forest Densiometer, 5733 SE Cornell Dr. – Bartlesville, OK, USA). A utilização desta ferramenta se baseou no fato deste aparelho ser um instrumento rápido, barato, conceitualmente simples e razoavelmente preciso para estimar a cobertura do dossel (Englund *et al.* 2000). Além disso, quando se deseja ter acesso à influência do dossel florestal em um determinado local, métodos de medição angular, como o densiômetro esférico, são bastante propícios (Nuttle 1997), pois evitam a alta variabilidade de medidas feitas em um mesmo local de amostragem, que podem ser ocasionadas por medições em horários diferentes e pela flutuação de nuvens no céu, como ocorre ao utilizar instrumentos para medir a radiação fotossinteticamente ativa incidente (Bjorkman & Ludlow 1972 *apud* Marquis *et al.* 1986).

Em cada parcela foram realizados cinco registros da porcentagem de abertura do dossel. Estes registros foram tomados em um ponto no centro da parcela e em quatro pontos localizados a 5 m na diagonal interna de cada vértice da parcela (Fig. 6A). Cada registro foi composto de quatro leituras feitas com o aparelho no plano horizontal, a 1,3 m de altura do solo e na direção dos quatros pontos cardeais (norte, sul, leste, oeste). Os valores de proporção de abertura de dossel para cada registro foram obtidos a partir de uma correção necessária multiplicando o valor de cada leitura obtida por 1,04 (recomendação técnica existente no esferodensiômetro), e retirando-se uma média dessas quatro leituras com a correção. A média destes 5 registros foi utilizada nas análises.

5.3.2 Espessura da liteira

Os registros da variação na espessura da liteira foram feitos com o auxílio de um canivete. O número de folhas atravessadas pela lâmina do canivete na camada de liteira correspondeu à espessura da liteira. A cada 10 m nas bordas internas das parcelas, foram feitos cinco registros da espessura da liteira em subparcelas de 1m^2 . Uma subparcela de 1m^2 também foi feita no centro da parcela, totalizando 21 subparcelas de 1m^2 (Fig. 6B), com 5 registros cada (105 registros em cada parcela). Para cada subparcela de 1m^2 foi retirada uma média. A partir das médias de cada subparcela de 1m^2 , uma média geral para a parcela foi utilizada nas análises estatísticas.

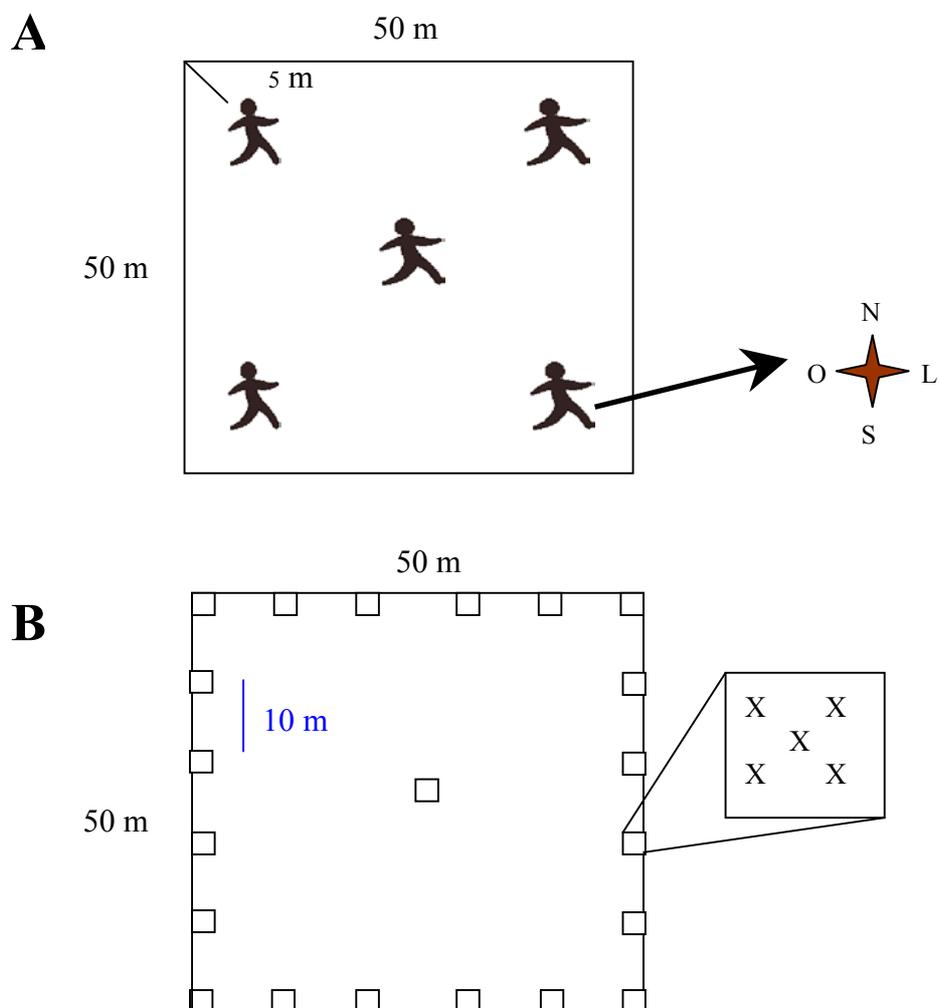


Figura 6. **A** - Desenho amostral de coleta da proporção da abertura de dossel, mostrando a disposição dos pontos de registros por parcela (Homem = Registro). Em destaque um registro com as quatro leituras na direção dos pontos cardeais; **B** - Desenho amostral de coleta da espessura da liteira. Os quadrados representam a disposição espacial das 21 subparcelas de 1m^2 amostradas.

5.3.3. Potencial hídrico do solo

O conteúdo de água no solo está constantemente mudando e uma determinada amostra representa apenas a condição de água naquele momento, uma vez que o sistema é dinâmico (Couto & Sans 2002). A estimativa do conteúdo de água do solo em condições de campo é difícil. Alguns dos problemas em campo que podem ser citados são: o crescimento desigual das plantas e a falta de uniformidade na distribuição do sistema radicular que resultam em variações no conteúdo de água no solo; a variação do solo com relação à estrutura, estratificação e textura que causam diferenças na quantidade de água armazenada; e as desigualdades no relevo superficial do solo que resultam em umedecimento desuniforme do solo. Além disso, existe também a variação temporal, no qual medidas feitas ao longo de vários dias podem incorporar variações devido a chuvas.

Diante disto o conteúdo de água no solo foi determinado através do potencial hídrico do solo com a ajuda de um tensiômetro portátil Soilmoisture, modelo 2900FI. As leituras do tensiômetro indicam o estado de energia com que a água está retida nos poros do solo (formados pela agregação das partículas sólidas minerais e/ou orgânicas), ou seja, indicam a força que as plantas precisam fazer para retirar água do solo. A leitura do tensiômetro indica somente se a água do solo está retida com alta ou baixa energia (em solos secos a energia de retenção é alta e a água é pouco disponível para as plantas, em solos úmidos ocorre o inverso).

O tensiômetro foi instalado em cinco pontos dentro das parcelas a uma profundidade de 30 cm, no mês de agosto, período caracterizado como “seco” segundo Marques Filho *et al.* (1981), com o objetivo de determinar o quanto de água disponível existe, aproximadamente, em diferentes tipos de micro-habitats tropicais em um período de poucas chuvas, no qual as plantas precisam “fazer mais força” para retirar dos solos a água necessária para o seu desenvolvimento. A escolha dos pontos de coleta obedeceu aos mesmos critérios utilizados

para os registros de proporção de abertura do dossel (Ver Fig.6A). Foi calculada uma média dos valores encontrados do potencial hídrico do solo para utilização nas análises estatísticas.

5.3.4. Abundância de árvores com DAP ≥ 10 cm.

Dentro das parcelas foram registradas e contadas todas as árvores de outras espécies da floresta (não palmeiras) com DAP ≥ 10 cm. O número total de árvores com DAP ≥ 10 cm, foi utilizado como índice de abundância para as análises estatísticas.

5.3.5. Abundância de troncos caídos no chão com DAP ≥ 10 cm.

Dentro das parcelas de 50 m x 50 m, foram contados todos os troncos caídos no chão da floresta, com comprimento mínimo de 1m e diâmetro ≥ 10 cm, sendo estas dimensões suficientes para a utilização por pequenos e médios roedores, para estocagem de sementes. Para as análises estatísticas foi utilizado como índice de abundância o número total de troncos caídos no chão (≥ 10 cm) por parcela.

5.3.6. Abundância de troncos mortos em pé com DAP ≥ 10 cm.

Dentro das parcelas, todos os troncos mortos em pé com DAP ≥ 10 cm foram contados. Para as análises estatísticas foi utilizado como o índice de abundância o número total de troncos mortos em pé com DAP ≥ 10 cm.

5.3.7. Topografia do terreno

As informações sobre a topografia do terreno foram obtidas através dos dados de altitude, disponibilizadas pelo Projeto Integrado de Pesquisas na Reserva Ducke (CNPq Proc. No 467794/00-6). A variável foi registrada a cada 100 m ao longo das 18 trilhas que cortam a Reserva, por uma equipe de topógrafos, usando teodolito e bússola. Utilizou-se a cota altimétrica da trilha no ponto de localização de cada parcela.

6. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As variáveis dependentes usadas nas análises foram a abundância ou a ocorrência de cada uma das seis espécies de palmeiras, e as variáveis independentes foram: a proporção de abertura do dossel; a espessura da liteira; o potencial hídrico do solo; a abundância de árvores, a abundância de troncos caídos no chão, a abundância de troncos mortos em pé, todos com $DAP \geq 10$ cm; e a topografia do terreno.

Para determinar se as variáveis independentes estavam significativamente correlacionadas entre si foram feitas análises de correlação múltipla entre as variáveis e foi construída uma matriz de correlação de Pearson. Uma matriz correspondente de Bonferroni foi usada para verificar se as correlações entre as variáveis independentes eram significativas. As variáveis significativamente correlacionadas entre si foram tiradas dos modelos de regressão logística múltipla (para ocorrência de palmeiras) e regressão linear múltipla (abundância de palmeiras).

6.1. Efeitos dos componentes de estrutura da floresta sobre a ocorrência das espécies

Para avaliar os efeitos da variação dos componentes de estrutura da floresta sobre a ocorrência de cada uma das espécies de palmeiras foram feitas análises de regressão logística simples e regressão logística múltipla. Esses tipos de análises são indicados para casos onde a variável dependente é categórica. Elas testam a hipótese de que todos os coeficientes são zeros e os graus de liberdade são iguais ao número de fatores analisados no modelo (sem incluir a constante). O coeficiente de McFadden gerado nesta análise é uma transformação da probabilidade estatística similar ao R^2 (Coeficiente de determinação da regressão linear múltipla).

A variável dependente categórica foi representada por um (1) para presença da espécie de palmeira, e zero (0) para ausência da espécie de palmeira. O programa utilizado para estas análises foi o SYSTAT 8.0 (Wilkinson 1998). Para exemplificar a regressão Logística Múltipla o modelo testado foi:

Ocorrência da espécie de palmeiras (0 ou 1) = constante + proporção de abertura do dossel + espessura da liteira + abundância de árvores com DAP ≥ 10 + abundância de troncos caídos no chão com DAP ≥ 10 + abundância de troncos mortos em pé com DAP ≥ 10 + topografia do terreno.

6.2. Efeitos dos componentes de estrutura da floresta sobre a abundância das espécies

Para avaliar os efeitos dos componentes de estrutura da floresta na abundância das espécies de palmeiras, foram feitas análises de regressão múltipla linear, para cada uma das seis espécies estudadas, usando nos modelos somente as variáveis independentes que não estiveram correlacionadas. O modelo testado foi:

Abundância de indivíduos de palmeiras = constante + proporção de abertura do dossel + espessura da liteira + abundancia de árvores com DAP ≥ 10 + abundância de troncos caídos no chão com DAP ≥ 10 + abundância de troncos mortos em pé com DAP ≥ 10 + topografia do terreno.

Todas as análises foram feitas no programa SYSTAT 8.0 (Wilkinson 1998).

7. RESULTADOS

7.1 – Variação nos componentes da estrutura da floresta na Reserva Ducke

Os dados referentes à variação nos componentes de estrutura da floresta dentro das 60 parcelas amostradas neste estudo são apresentados na tabela abaixo.

Tabela 1. Dados dos componentes da estrutura da floresta em 60 parcelas na Reserva Ducke.

Componentes da estrutura da floresta / parcela	Média	Valor Máximo	Valor Mínimo	Desvio Padrão
Nº árvores DAP \geq 10 cm	118	218	56	\pm 35,4
Nº de troncos mortos caídos no chão DAP \geq 10 cm	15	34	5	\pm 7,0
Nº de troncos mortos em pé DAP \geq 10 cm	6	14	2	\pm 2,9
Espessura da liteira	2,9	3,9	2,1	\pm 0,3
Porcentagem de abertura do dossel	3,1	10,4	1	\pm 0,89
Altitude	75,7	111,1	45,3	\pm 18,94
Nº árvores DAP \geq 30 cm	24	40	14	\pm 6,49
Nº de troncos mortos caídos no chão DAP \geq 30 cm	4	16	1	\pm 2,65
Nº de troncos mortos em pé DAP \geq 30 cm	3	8	0	\pm 2,05
Potencial Hídrico do solo (centibar)	7	12	0	\pm 3,67

Por observação pessoal e através dos resultados obtidos com o tensiômetro verificou-se que solos mais argilosos, localizados nas partes mais altas da área de estudo, possuíram uma capacidade menor de retenção hídrica, indicando que nesses locais há uma menor disponibilidade de água para as plantas.

Correlação entre as variáveis independentes

Os resultados das Correlações de Pearson (Apêndice II) mostraram correlações significativas entre algumas das variáveis independentes (componentes da estrutura da floresta). Por conseguinte, essas variáveis foram tiradas dos modelos de regressão múltipla. As

variáveis foram consideradas correlacionadas quando na matriz de correlação de Pearson, os valores de p resultantes da Matriz de Probabilidade de Bonferroni eram $< 0,05$.

Abundância de árvores com $DAP \geq 10$, abundância de troncos mortos caídos no chão $DAP \geq 10$, abundância de troncos mortos em pé $DAP \geq 10$, média da espessura da liteira, média da abertura do dossel e topografia foram as variáveis independentes que não estiveram correlacionadas entre si e que foram utilizadas nos mesmos modelos de regressão múltipla linear e logística. A variável independente Média do potencial hídrico do solo esteve correlacionada com as outras variáveis e, portanto, foi retirada das análises.

7.2 – Abundância e ocorrência de seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke

Foi registrado um total de 2.374 indivíduos adultos das seis espécies de palmeiras nas 60 parcelas amostradas. Deste total 41,9% dos indivíduos eram de *Astrocaryum gynacanthum* (995 indivíduos), 25,7% de *Oenocarpus bataua* (280), 11,8% de *O. minor* (280), 9,6% de *Iriartella setigera* (227), 8,3% de *O. bacaba* (197) e 2,7% de *Euterpe precatoria* (65). O número de indivíduos de *O. bataua* dentro das parcelas variou de 0 a 74, enquanto que *A. gynacanthum* variou de 0 a 57, *I. setigera* de 0 a 31, *O. minor* de 0 a 27, *O. bacaba* de 0 a 12 e *E. precatoria* de 0 a 5.

As espécies que mais ocorreram dentro das parcelas amostradas foram *A. gynacanthum* que esteve presente em 57 (93,3%) das 60 parcelas amostradas, seguida por *O. minor* presente em 50 (83,3%) parcelas, *O. bacaba* presente em 48 (80%) parcelas e *I. setigera* presente em 43 (72%). As espécies que menos ocorreram nas parcelas foram *O. bataua* e *E. precatoria* presentes em 21 (35%) e 30 (50%) parcelas, respectivamente.

7.3 – Efeitos dos componentes da estrutura da floresta na ocorrência das seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke

Quando analisamos a relação entre componentes da estrutura da floresta e a ocorrência de indivíduos de *A. gynacanthum*, *E. precatória* e *I. setigera* verificou-se que não houve efeito significativo de nenhuma das variáveis utilizadas (Apêndice III).

A ocorrência de indivíduos de *O. bacaba* teve uma relação positiva significativa com a topografia do terreno ($\rho^2 = 0,445$; $t = 3,08$; $P = 0,002$). Esse resultado indica que *O. bacaba* está mais presente em áreas mais altas e provavelmente com menor disponibilidade de água. Os demais componentes de estrutura da floresta não apresentaram relações significativas com a ocorrência de *O. bacaba* (Apêndice III).

Topografia do terreno foi a única variável que apresentou uma relação inversa significativa ($\rho^2 = 0,197$; $t = 2,14$; $P = 0,033$) com a ocorrência de *O. bataua*, indicando que existe uma tendência de haver mais ocorrência de indivíduos de *O. bataua* em áreas mais baixas da floresta na Reserva Ducke, onde a retenção de água é pequena e onde as plantas têm mais água disponível. Os demais componentes não apresentaram relações significativas (Apêndice III).

A topografia apresentou uma relação positiva significativa com a ocorrência de *O. minor* ($\rho^2 = 0,518$; $t = -3,59$; $P = 0,001$), sugerindo que a ocorrência de *O. minor* está diretamente associada a áreas mais altas e conseqüentemente com menor disponibilidade de água. As demais variáveis não apresentaram relações significativas com a ocorrência de *O. minor* (Apêndice III).

7.4 – Efeitos dos componentes da estrutura da floresta na abundância de seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke

Para a abundância de *A. gynacanthum* foram encontradas relações significativas com a abundância de troncos mortos caídos no chão com DAP ≥ 10 cm ($R^2 = 0,296$; $t = - 2,28$; $P = 0,026$), com a média da abertura do dossel ($R^2 = 0,296$; $t = - 2,02$; $P = 0,049$) e com a abundância de árvores ($R^2 = 0,296$; $t = 3,16$; $P = 0,003$) (Fig. 7). Estes resultados sugerem que um maior número de indivíduos de *A. gynacanthum* está presente em locais com um menor número de troncos caídos no chão, mas com uma maior abundância de árvores, e em locais onde os sub-bosques são mais sombreados. Não houve efeito significativo da topografia do terreno, da espessura da liteira e da abundância de troncos mortos em pé (Apêndice IV).

Nenhum componente de estrutura da floresta analisados neste estudo apresentou uma relação significativa com a abundância de *E. precatória* (Apêndice IV).

Topografia do terreno foi a única variável que apresentou uma correlação com a abundância de indivíduos de *Iriartella setigera* ($R^2 = 0,113$; $t = - 2,02$; $P = 0,048$) mostrando uma tendência a maiores abundâncias de indivíduos desta espécie em locais com menor altitude (Fig. 8). Os demais componentes não apresentaram relações significativas (Apêndice IV).

A abundância de indivíduos de *O. bacaba* teve uma relação positiva significativa com a abundância de árvores com DAP ≥ 10 cm ($R^2 = 0,387$; $t = 3,33$; $P = 0,002$) e com a topografia do terreno ($R^2 = 0,387$; $t = 4,32$; $P = 0,001$). Esse resultado sugere que *O. bacaba* ocorre em maior número em áreas mais altas (platôs), e conseqüentemente com menor disponibilidade de água e com maior número de árvores (Fig.9). Os demais componentes não apresentaram relações significativas com a abundância de *O. bacaba* (Apêndice IV).

Para a abundância de *O. bataua* foi encontrada relação significativa inversa somente com a topografia do terreno ($R^2 = 0,434$; $t = -5,43$; $P = 0,001$) indicando maiores abundâncias de indivíduos desta espécie em áreas mais baixas ou de menor altitude (Fig. 10) sugerindo

também que esta espécie está mais associada a ambientes com maior disponibilidade de água nos solos. As outras variáveis não apresentaram correlações com a abundância de *O. bataua* (Apêndice IV).

Abundância de árvores com DAP ≥ 10 cm apresentou uma relação significativa positiva ($R^2 = 0,172$; $t = 2,58$; $P = 0,013$) com a abundância de *O. minor* (Fig. 11), sugerindo uma tendência de haver um maior número de indivíduos de *O. minor* em áreas com maior número de árvores. Os demais componentes não apresentaram relações significativas (Apêndice IV).

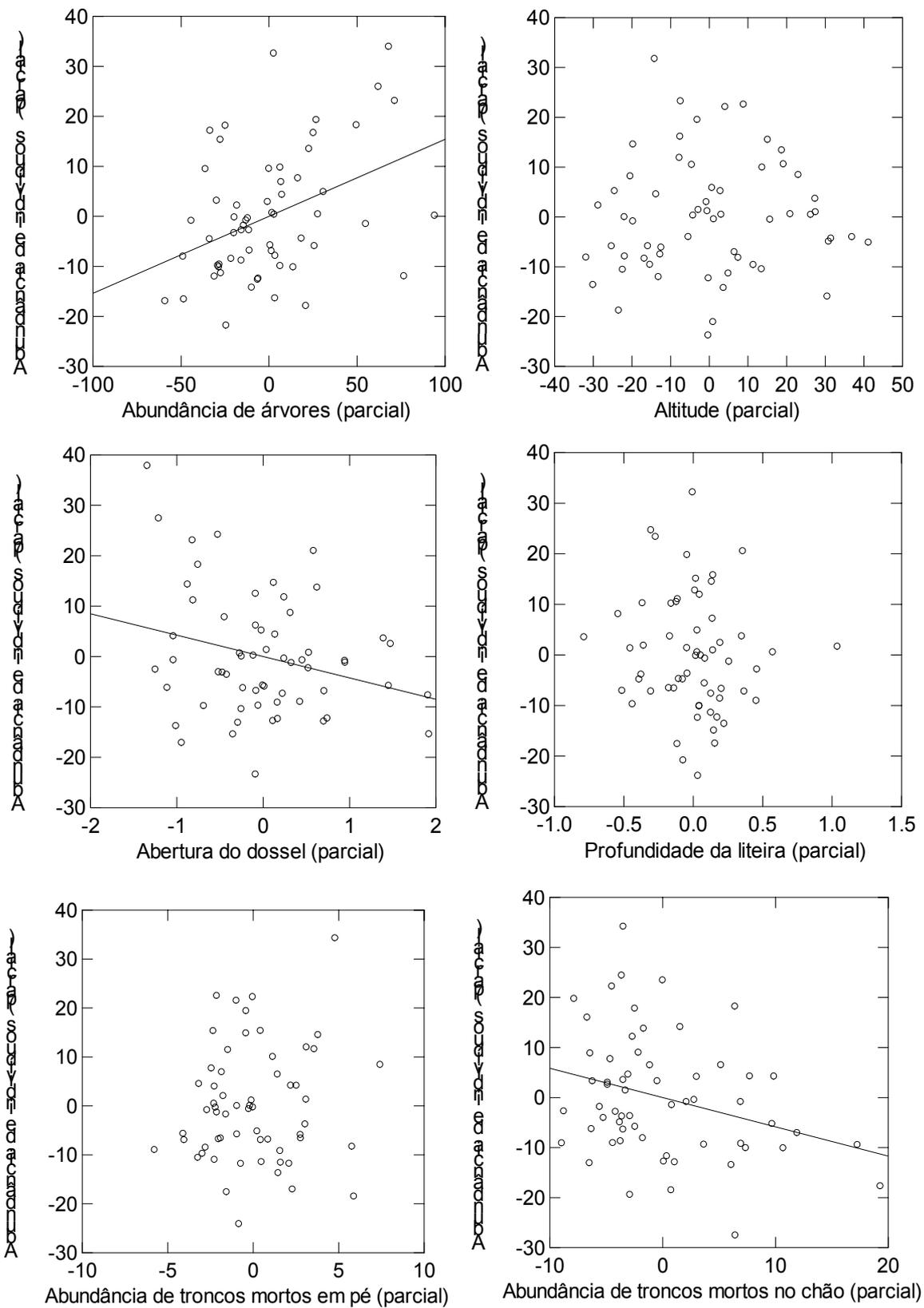


Figura 7 – Resultados da análise de regressão linear múltipla para variação na abundância de *Astrocaryum gynacanthum* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão). Alguns números nos eixos são negativos porque a regressão parcial representa os desvios dos resultados esperados se todas as outras variáveis são mantidas constantes nas suas médias observadas.

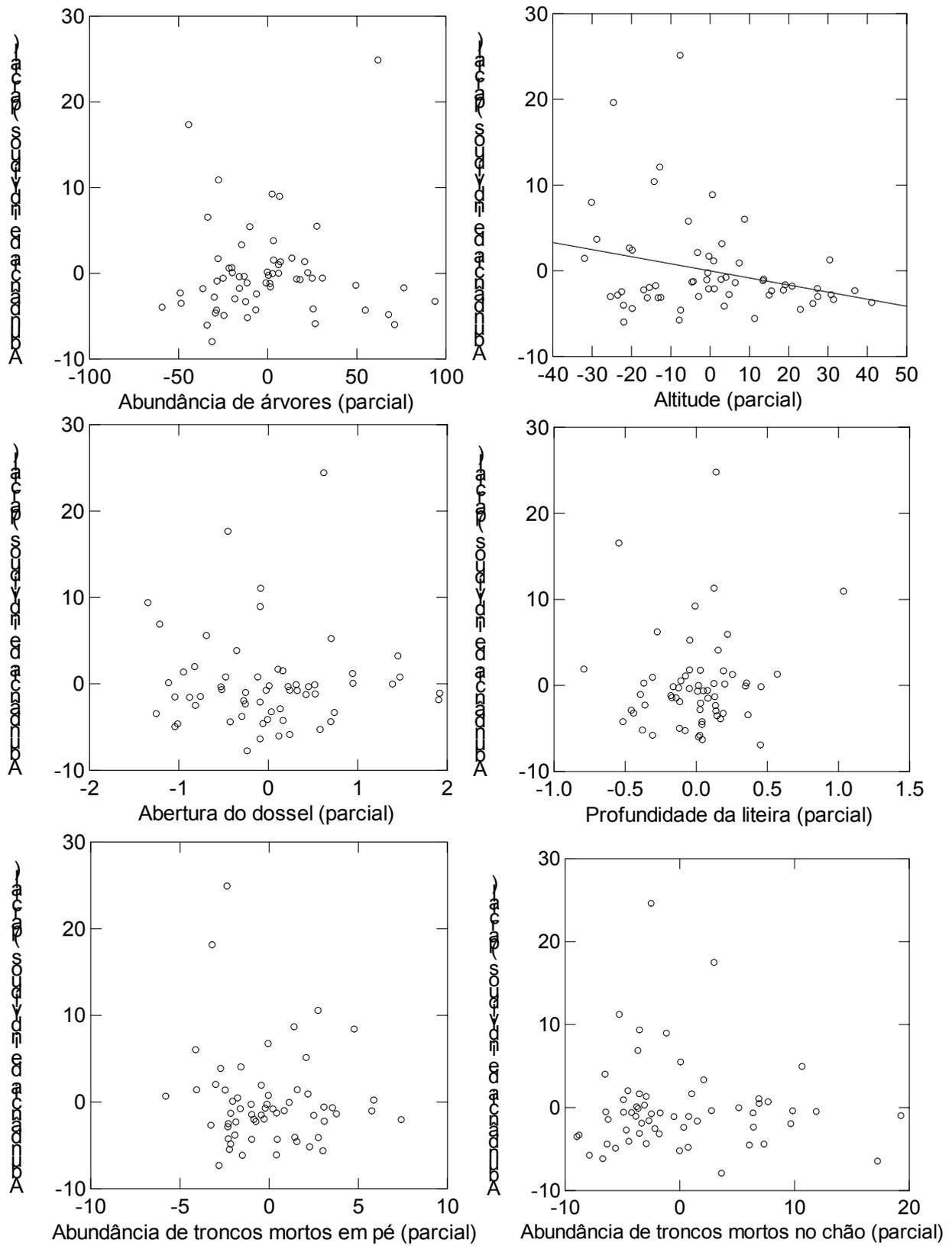


Figura 8 – Resultados da análise de regressão linear múltipla para variação na abundância de *Iriartella setigera* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão).

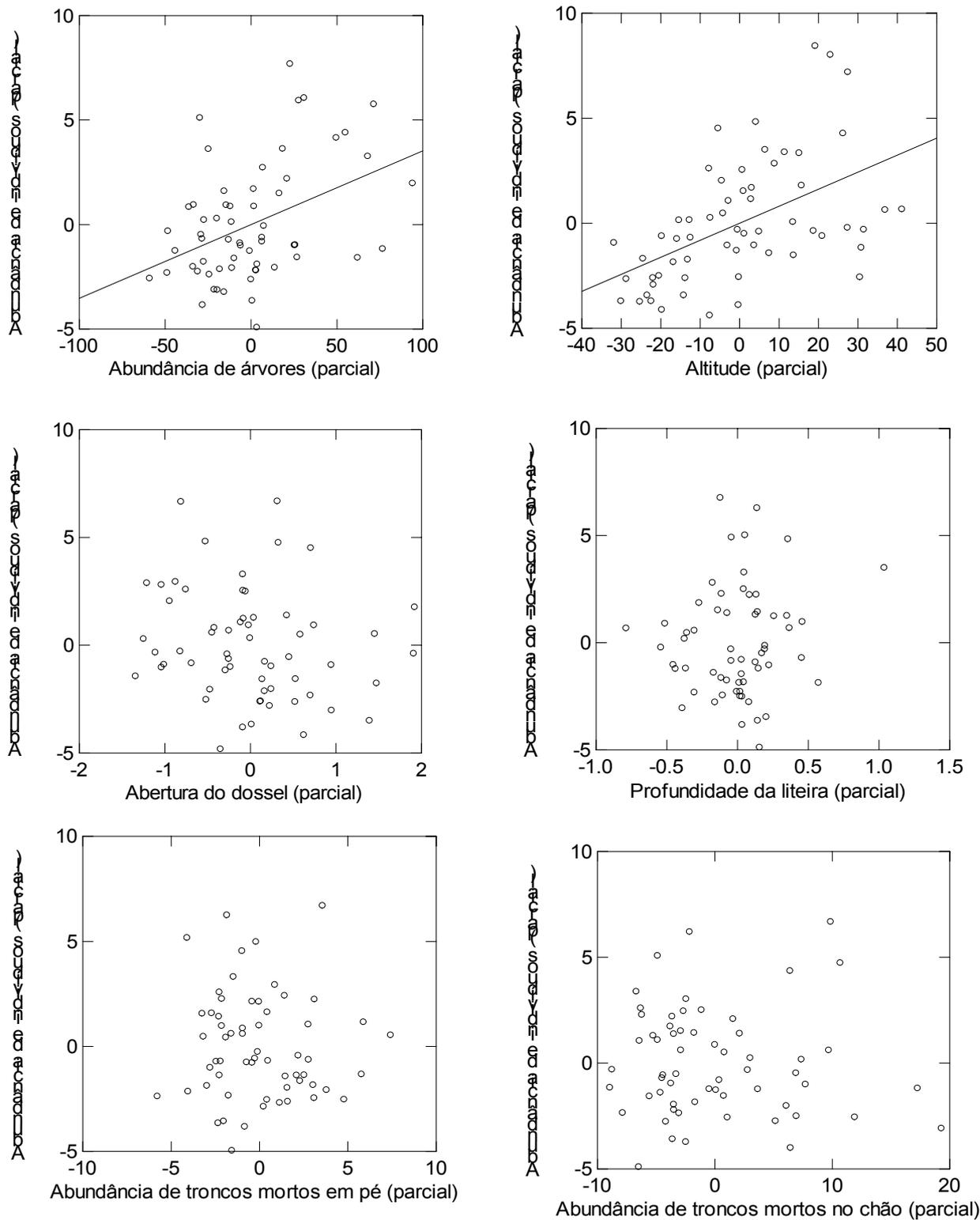


Figura 9 - Resultados da análise de regressão linear múltipla da variação na abundância de *Oenocarpus bacaba* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão).

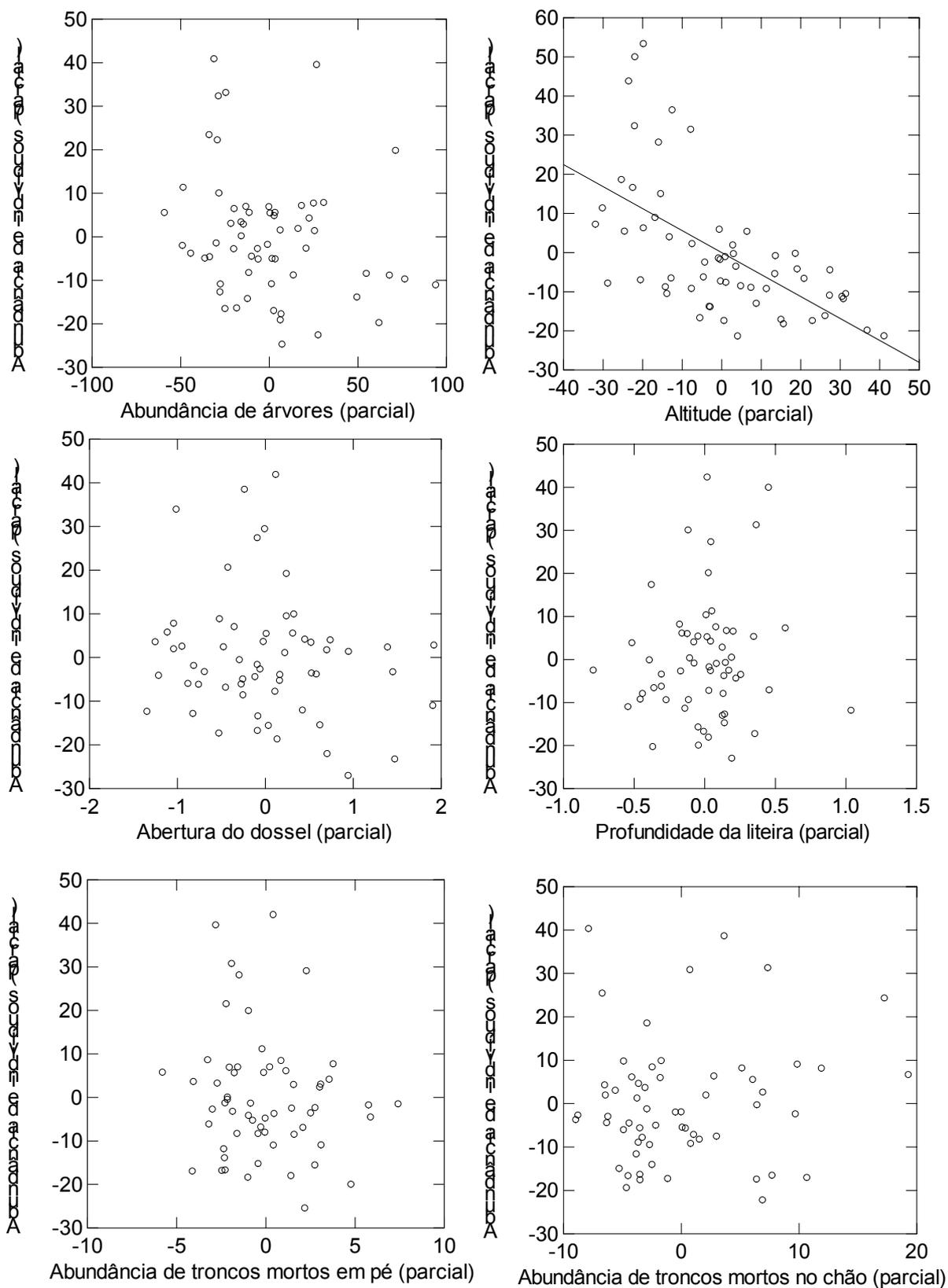


Figura 10 – Resultados da análise de regressão linear múltipla para variação na abundância da palmeira *Oenocarpus bataua* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão).

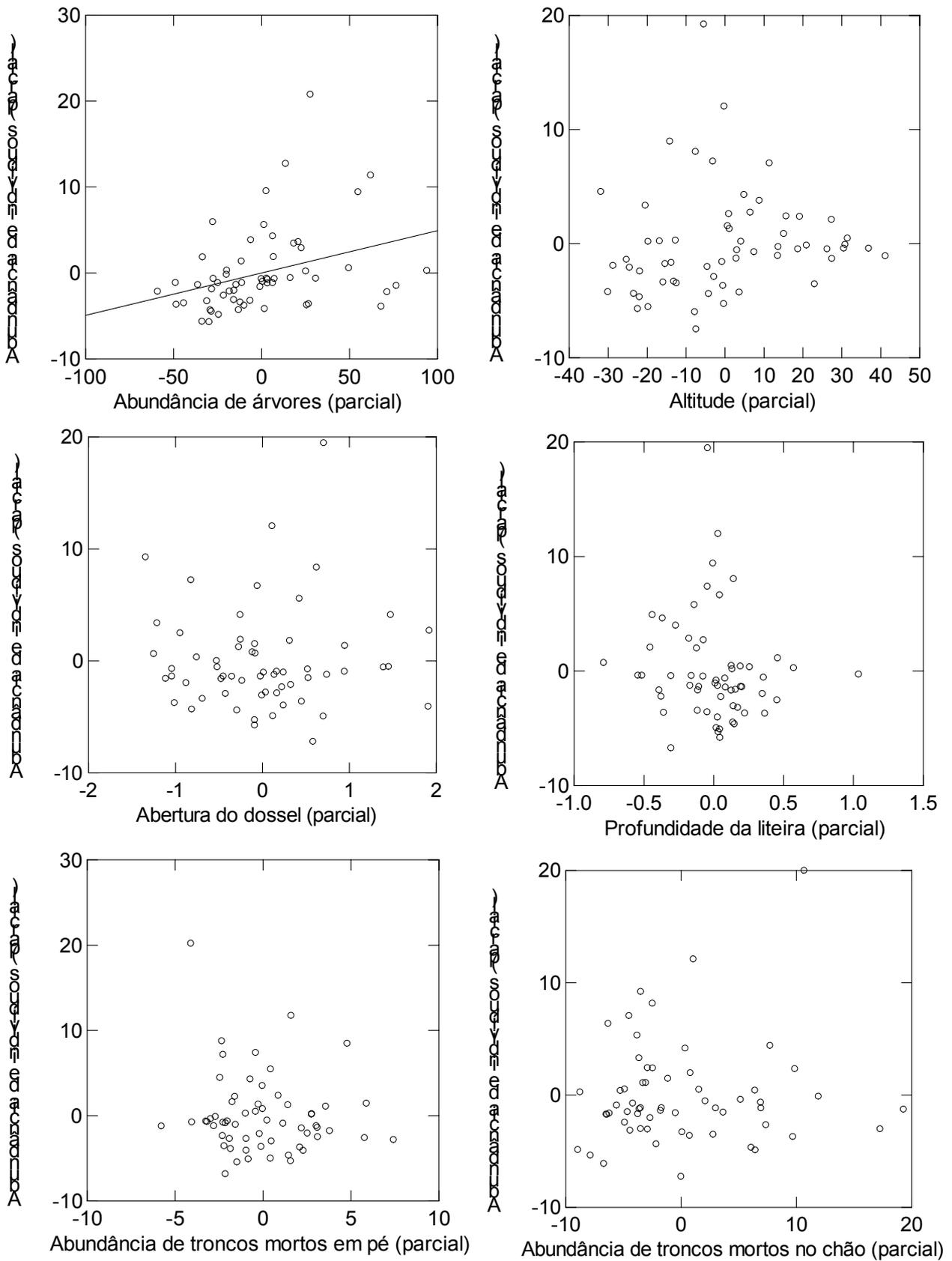


Figura 11 – Resultados da análise de regressão linear múltipla para variação na abundância da palmeira *Oenocarpus minor* em relação aos componentes da estrutura da floresta (abundância de árvores, topografia, abertura do dossel, espessura da liteira, abundância de troncos mortos em pé e abundância de troncos mortos no chão).

8. DISCUSSÃO

8.1 – Abundância e ocorrência das seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke

Os resultados apresentados mostraram que a ocorrência e a abundância das espécies de palmeiras podem variar consideravelmente em escala local na Reserva Ducke em ambientes de florestas de terra-firme da Amazônia Central. Esses resultados corroboram outros estudos que mostram que as palmeiras são, além de bem distribuídas e abundantes, um grupo diverso e freqüente em Florestas Tropicais (Kahn & de Granville 1992, Henderson 1995, Henderson *et al.* 1995). O padrão de ocorrência e abundância das seis espécies de palmeiras encontrado na RFAD confirmou resultados anteriormente encontrados para comunidades de palmeiras amazônicas (Kahn & Castro 1985, Kahn 1987, Scariot *et al.* 1989, Kahn & Mejia 1990, Kahn 1991, Kahn & de Granville 1992, Henderson 1995, Scariot 1999, Cintra *et al.* no prelo).

Euterpe precatoria e *Oenocarpus bacaba*, duas espécies de dossel, ocorreram localmente (unidade de parcela) em baixa abundância e também dentro da área de estudo como um todo. No entanto, em relação à freqüência de ocorrência, *E. precatoria* foi encontrada com baixa freqüência, enquanto *O. bacaba* apresentou ampla ocorrência. Estas duas espécies de dossel apresentam um número alto de plântulas e indivíduos jovens, porém os indivíduos adultos são menos freqüentes na RFAD.

Diversos estudos nas florestas de terra firme da Amazônia mostram que espécies de palmeiras arborescentes são ausentes ou raras no dossel da floresta, porém isso ocorre em locais com solos bem drenados, sendo que, em florestas periodicamente inundáveis ou locais com solos mal drenados, essas espécies constituem-se importantes componentes do dossel da floresta (Kahn & Castro 1985, Kahn 1991, Kahn & de Granville 1992).

Neste estudo, com exceção de *O. bacaba*, as palmeiras arborescentes de dossel, *E. precatória* e *O. bataua*, estavam associadas a ambientes periodicamente alagados. De acordo com a literatura, *E. precatória* e *O. bataua* são espécies descritas como associadas à floresta sazonalmente alagadas (Kahn & Castro 1985, Kahn & Mejia 1990, Kahn 1991, Peres 1994, Henderson 1995), enquanto que *O. bacaba* é encontrada preferencialmente em áreas de platôs (Kahn 1987, Peres 1994, Henderson 1995) e embaixo de dosséis descontínuos, indicando que estas espécies competem somente em locais com bastante luz (Kahn & Castro 1985).

Os resultados descritos também são corroborados por Kahn *et al.* (1988) que estudando uma comunidade de palmeiras na Floresta Amazônica observaram que além das palmeiras arborescentes adultas serem encontradas mais comumente em florestas sazonalmente alagadas, as palmeiras de sub-dossel (abaixo de 10 m de altura) dominam as florestas de Terra Firme. Segundo Kahn & Castro (1985) 26 espécies de palmeiras acima de 10 m de altura foram registradas em solos mal drenados e alagados comparados a 4 espécies em solos bem drenados. Contudo, outro estudo do mesmo autor (Kahn 1987) mostra que o recrutamento de *O. bacaba* ocorre independente da topografia do terreno, possivelmente pelos requerimentos de luz e água destes das sementes e plântulas, porém a ocorrência de indivíduos adultos está restrita às áreas de platô com dossel descontínuo.

A palmeira *Oenocarpus bataua*, espécie neste estudo mais abundante em áreas próximas a igarapés, raramente é encontrada em outro ambiente e pode ser particularmente abundante nestes locais (Kahn & Castro 1985, Kahn 1991, Kahn & de Granville 1992). *O. bataua*, em nosso estudo, foi a espécie menos frequente, estando presente em 35% das parcelas amostradas. Cintra *et al.* (2005) em um estudo com uma comunidade de palmeiras adultas na RFAD, também obtiveram resultado similar ao encontrado neste estudo. Segundo estes autores *O. bataua* esteve presente em 40% das 20 parcelas amostradas.

Astrocaryum gynacanthum e *Oenocarpus minor*, espécies encontradas em locais onde os solos são melhor drenados (platôs, cristas e encostas), foram as espécies mais abundantes e

mais freqüentes nestes locais. Resultado similar também foi encontrado por Kahn & Castro (1985) com as mesmas espécies em questão em uma área a 45 km de Manaus, entre a BR-174 e o Rio Cuieiras, e por Kahn (1987) em uma floresta de terra-firme no Vale do Rio Tocantins (PA), para *A. gynacanthum* citada como *A. mumbaca*. Cintra *et al.* (2005) reportam a maior abundância de *A. gynacanthum* e de mais duas palmeiras de sub-dossel, *Astrocaryum sciophilum* e *Attalea attaleoides* em uma escala espacial menor (1 x 1 km) em uma Floresta de Terra Firme na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Iriartella setigera, pequena espécie de palmeira de sub-dossel com estipes múltiplos foi encontrada com freqüência e abundância intermediária nas parcelas amostradas neste estudo. Este resultado é corroborado com o encontrado por Kahn & Castro (1985) na Amazônia Central.

Diversos estudos buscam explicar que fatores estão estruturando a variação na ocorrência e abundância das palmeiras neotropicais, porém vale aqui ressaltar que pouco se sabe sobre o padrão populacional de distribuição de muitas espécies de palmeiras, como elas variam dentro das florestas de terra firme e como diferentes fatores ambientais em diferentes escalas influenciam esses padrões e ao fim, a composição das espécies. Isto se deve ao fato de que muitos dos estudos sobre as palmeiras são feitos com comunidades, o que esconde um pouco os padrões populacionais deste grupo e que confere a este e a outros estudos a nível populacional, grande importância ecológica.

Também, esse amplo padrão de distribuição e a vasta área de ocorrência delas sugerem que estas espécies de palmeiras podem ser susceptíveis a um alto grau de variação nas condições de incidência de luz, solos, nutrientes, umidade e nível topográfico (Cintra *et al.* 2005).

8.2 – Efeitos dos componentes da estrutura da floresta na ocorrência e abundância das seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke.

Uma das principais metas dos estudos em ecologia é conhecer os mecanismos que controlam e determinam a distribuição e abundância das espécies. A existência de locais potencialmente mais adequados para o desenvolvimento das espécies tem grande influência na determinação da estrutura espacial de uma população, bem como na variação espacial e temporal da abundância de seus indivíduos (Begon *et al.* 1996).

Diversos estudos sobre como a distribuição e abundância das palmeiras variam ao longo da paisagem têm sido conduzidos nas Florestas Tropicais em diferentes tipos de habitats, para entender aspectos de populações, comunidades e ecossistemas (Kahn & Castro 1985, Kahn 1987, Scariot *et al.* 1989, Kahn & Mejia 1990, Kahn & de Granville 1992, Clark, *et al.* 1995, Salm 2004, Svenning 1998, Svenning 2001b, Vormisto *et al.* 2004b). Os padrões de distribuição de indivíduos de espécies de palmeiras e outras plantas em relação à variação ambiental que ocorre nas Florestas Tropicais é importante para entender a estrutura e composição destas florestas.

Efeitos da Topografia e da Disponibilidade de água no solo

As variações de fatores edáficos e topográficos ao longo de um ecossistema florestal têm sido bastante estudadas e têm forte influência na distribuição de plantas que habitam o sub-bosque e os dossel das florestas (Kahn 1987, Tuomisto & Ruokolainen 1994, Clark *et al.* 1995, Ruokolainen *et al.* 1997, Clark *et al.* 1999, Svenning 1999a, Vormisto *et al.* 2000, Svenning 2001a, b, Kinupp 2002, Tuomisto *et al.* 2003, Castilho 2004, Vormisto *et al.* 2004a, b).

O padrão de abundância e ocorrência das espécies de palmeiras de dossel e sub-dossel deste estudo na Reserva Florestal Adolpho Ducke revelaram forte correlação com a variação na topografia do local e com a disponibilidade de água no solo, variável que parece estar

intimamente ligada com a topografia do local, mais especificamente com fatores edáficos do local (Sollins 1998). Essa afirmação é confirmada com os resultados encontrados por Reichardt *et al.* (1980) em um estudo das características físicas de alguns solos de Terra Firme próximos a Manaus.

Estudos em florestas neotropicais também reportam a influência da topografia e da condição de umidade do solo em muitas espécies de palmeiras (Kahn & Castro 1985, Kahn 1987, Kahn & de Granville 1992, Peres 1994, Clark *et al.* 1995, Svenning 1999a, Svenning 2001a, b). Kahn (1987) afirma que em solos bem drenados (não hidromórficos e em maiores altitudes), a diversidade de palmeiras de sub-bosque é alta, acima de 17 espécies por parcela de 1200m², enquanto que em solos hidromórficos, essa diversidade fica abaixo de seis espécies por parcela.

Não só a riqueza de espécies, mas também a densidade de palmeiras parece ser afetada pela topografia do local, principalmente em cristas de solos bem drenados devido à alta penetração de luz decorrente da maior exposição ao vento e subsequente alta frequência de formação de clareiras nestes locais (Kahn & Castro 1985).

No presente estudo duas espécies de dossel, de três estudadas, tiveram sua ocorrência e abundância determinada pela variação na topografia do terreno. *Oenocarpus bacaba* foi mais presente e abundante em locais mais altos e por consequência com menor disponibilidade de água no solo. Resultado inverso foi observado para *O. bataua*, que ocorreu nos baixios com abundante água no solo. Estes resultados são confirmados por outros estudos na Amazônia Central (Kahn & Castro 1985, Kahn 1987, Kahn & Mejia 1990, Kahn 1991). Segundo Clark *et al.* 1995, as variações nas condições de solo e topografia dentro das florestas maduras têm maior impacto em grandes palmeiras.

Oenocarpus bataua, *E. precatória* e *Mauritia flexuosa* são espécies de palmeiras que apresentam uma estrutura chamada pneumatóforo que é altamente especializada a tolerância de suas raízes ao encharcamento dos solos e a pobreza de oxigênio dos baixios. Estas estruturas

não estão presentes em espécies de platô, tais como *O. bacaba*. Isto pode melhor explicar a alta abundância destas espécies em locais nos baixios onde também são dominantes.

As espécies de palmeiras de sub-dossel abordadas neste estudo, *Oenocarpus. minor*, *Astrocaryum. gynacanthum* e *Iriartella setigera*, também tiveram a ocorrência e abundância relacionadas com a topografia do local. *O. minor* e *A. gynacanthum* estiveram presentes em locais altos da floresta e com menor disponibilidade de água, enquanto *I. setigera* teve sua abundância relacionada a locais com maior disponibilidade de água e menores altitudes.

Kahn & Castro (1985) também observaram este padrão de distribuição para *O. minor* na Amazônia Central, porém, *I. setigera* foi pouco freqüente em locais mais altos da floresta e não foram registradas próximas aos baixios. No entanto segundo Henderson (1995), esta espécie se distribui em áreas de platôs e próximas aos cursos d'água, o que confirma os dados reportados neste trabalho.

O padrão de distribuição de *E. precatória* associada a áreas com maior disponibilidade de água foi observado neste estudo, corroborando estudos que mostram que esta espécie constitui um importante componente do dossel das florestas em ambientes sazonalmente alagados (Kahn & Castro 1985, Kahn & Mejia 1990), podendo ocorrer com freqüência nestes locais (Kahn 1991). Clark *et al.* (1995) encontraram uma forte relação entre a heterogeneidade do solo e o padrão de distribuição e abundância de uma espécie de palmeira do mesmo gênero (*Euterpe macrospadix*). Esses resultados sugerem que alguns fatores associados a topografia, tais como disponibilidade de água no solo e condições edáficas da floresta, são bastante importantes na distribuição de algumas espécies de palmeiras.

Esses padrões de distribuição e abundância de palmeiras associados à topografia do local mostram que a variabilidade de habitats em um gradiente topográfico, ocasionados por diferentes condições micro ambientais são muito importantes na determinação da composição na comunidade de palmeiras de um determinado local.

Efeitos das Condições de luz

Os efeitos das condições de luz, componente crucial para o crescimento de muitas palmeiras neotropicais, estão intimamente ligados à heterogeneidade do dossel, e são altamente variáveis no tempo e no espaço dentro das florestas tropicais (Svenning 2001a). Os níveis de luz que chegam ao sub-bosque sombreado de uma floresta tropical são relativamente baixos. Segundo alguns autores (Chazdon & Fetcher 1984, Denslow 1987, Svenning 2000) usualmente estes níveis são menores que 2%. Neste estudo a média foi em torno de 3%. Porém é válido ressaltar que as medidas do presente estudo não foram feitas somente no sub-bosque fechado. Como as parcelas foram aleatoriamente sorteadas, em alguns casos as medidas foram feitas em bordas de clareiras, o que provavelmente elevou um pouco esses valores.

Das seis espécies de palmeiras abordadas neste estudo, somente *Astrocaryum gynacanthum* mostrou relação inversa com a proporção de abertura do dossel, indicando uma maior abundância em lugares menos iluminados dentro da floresta. *A. gynacanthum* é uma espécie de palmeira de sub-dossel e como já visto anteriormente os níveis de luz do sub-bosque da floresta estudada e das florestas tropicais em geral são muito baixos. Essa variação vertical e heterogeneidade gerada pelo dossel na disponibilidade de luz pode ser um fator limitante no desenvolvimento de muitas palmeiras de sub-dossel neotropicais (Svenning 2001a).

Muitos estudos nas florestas tropicais que confirmam o efeito da variação nas condições de luz em palmeiras foram realizados com plântulas e juvenis (Chazdon 1986, Cintra & Horna 1997, Svenning 1999b, Castilho 2000, Cintra & Terborgh 2000, Svenning 2000), enquanto poucos estudos reportam este efeito em adultos (Svenning 1999b, Cintra *et al.* 2005).

O argumento para tal situação pode estar relacionado com a necessidade dos indivíduos mais jovens precisarem de mais luz para o seu estabelecimento, crescimento e desenvolvimento. Por exemplo, Castilho (2000), estudando o efeito da abertura do dossel no crescimento de plântulas de *O. bacaba*, na Amazônia Central, mostrou que o crescimento em altura e o número de folhas das plântulas foram maiores em micro sítios com menor abertura

do dossel. Segundo a autora, as características fisiológicas podem explicar o resultado, porém esta resposta não necessariamente pode ser generalizada às fases seguintes. Já na Amazônia Peruana, Cintra & Terborgh (2000), mostraram o efeito positivo da luz incidente na sobrevivência de plântulas de *Astrocaryum murumuru*.

Estas características das plântulas nas fases iniciais podem explicar em parte o sucesso de *O. bacaba* na competição pela pouca luz do sub-bosque. A partir daí os indivíduos jovens “aguardam” o surgimento de pequenas clareiras para suprirem as necessidades de chegarem a fase adulta.

Cintra *et al.* (2005), estudando uma comunidade de palmeiras na Reserva Florestal Adolpho Ducke constataram que a variação na abertura do dossel foi diretamente relacionada com a abundância de indivíduos adultos de palmeiras. Segundo estes autores a descontinuidade do dossel promove em determinados locais do sub-bosque sombreado uma maior penetração de luz, que favorece o estabelecimento de muitas palmeiras desse componente florestal.

No Equador, Svenning (1999b) avaliando o efeito de clareiras no recrutamento ao estágio adulto de grandes palmeiras arborescentes, reporta que esse grupo vegetal não mostrou padrão consistente com o aumento de luz dos indivíduos juvenis ao estágio adulto. Talvez porque as palmeiras Neotropicais são diferentes com respeito a suas respostas ontogenéticas às condições de iluminação no sub-bosque (Svenning 2000), apresentando espécies altamente tolerantes à sombra e espécies que necessitam de altos níveis de luz (Svenning 2001a).

Essas espécies que dependem de grandes quantidades de luz para o seu recrutamento e mudanças de estágio reprodutivo, segundo Kahn (1986), são palmeiras de dossel e esses altos requerimentos de luz são necessários para o desenvolvimento de seu estipe (caule). Porém, neste estudo as palmeiras adultas de dossel (*O. bacaba*, *O. bataua* e *E. precatória*) não estiveram relacionadas à locais com maior incidência de luz. No entanto, provavelmente estes requerimentos devem estar associados à outra fase de vida destas espécies.

Recentemente, Svenning (2000), em um estudo no Parque Nacional Yasuní, na Amazônia Equatoriana, mostrou que somente indivíduos jovens de duas espécies de palmeiras de dossel (*Oenocarpus bataua* e *Iriartea deltoidea*) mostraram significativa preferência à micro sítios mais expostos às pequenas clareiras do que micro sítios aleatórios. Da Cruz (2001) relata que indivíduos adultos de *O. bacaba* em áreas de pastagens apresentam cicatrizes de cachos ao nível do solo, enquanto que, em indivíduos do interior da floresta os cachos só aparecem quando chegam ao dossel.

Esses resultados indicam que a diversificação de nichos em resposta a pequenas mudanças nas condições de iluminação do sub-bosque pode ser um fator importante na manutenção da alta riqueza local de espécies de plantas nas Florestas Tropicais (Svenning 2000).

Efeitos da Espessura da liteira

Condições ambientais encontradas por sementes, plântulas, jovens e adultos durante a germinação, sobrevivência, crescimento e estabelecimento, são fatores cruciais para um longo tempo de sobrevivência para população de plantas (Harper 1977). A variação na espessura de liteira encontrada no chão das florestas pode determinar a distribuição e abundância de locais mais favoráveis para o desenvolvimento de algumas plantas, através da mudança do ambiente química e fisicamente.

Os efeitos desta variação na liteira podem ter uma amplitude bem alta entre espécies de plantas e entre ambientes. Um desses efeitos da liteira no crescimento ou sobrevivência de plântulas está associado às mudanças nas condições micro climáticas do ambiente resultando em um aumento na umidade do solo e da superfície (Sork 1983).

No presente estudo era esperado que áreas que possuíssem maior espessura de liteira tivessem uma maior abundância de palmeiras, já que as sementes dessas espécies ficariam menos expostas a predação, podendo recrutar um maior número de indivíduos e também por

essas áreas apresentarem uma maior quantidade de nutrientes provenientes da decomposição das folhas (Luizão & Schubart 1987), o que resultaria em ambientes com melhores condições para o desenvolvimento das plantas.

No entanto, neste estudo não foram observados efeitos da variação na espessura da liteira na ocorrência e abundância das espécies de palmeiras adultas. Uma explicação para isto pode estar relacionada ao fato de que a quantidade de liteira no presente não reflete a quantidade de liteira existente na época da dispersão destas sementes e desenvolvimento das plântulas até a fase adulta. Outra explicação pode estar associada a pequena variação na espessura de liteira entre as parcelas de estudo. Contudo, estudos reportam a associação entre os padrões de decomposição e deposição de liteira e a topografia do ambiente (Luizão & Schubart 1987; Luizão *et al.* 2004).

Vários estudos reportam a influência da variação da liteira em plântulas e sementes (Fowler 1988, Castilho 2000, Svenning 2001a), estágios mais suscetíveis às condições ambientais que o estágio adulto, no qual o indivíduo já deve estar mais adaptado às condições do sítio. Um exemplo é o estudo de Cintra (1997), na Amazônia Peruana, com *Astrocaryum murumuru* em condições naturais, onde foi observada uma correlação positiva da sobrevivência de sementes com a presença de liteira, porém um número significativamente maior de plântulas sobreviveu em áreas onde a espessura da liteira era menor. Segundo Molofsky & Augspurger (1992), a remoção da camada de liteira no chão da floresta favorece o recrutamento de espécies pioneiras ou aquelas mais intolerantes à sombra, enquanto que espécies mais tolerantes a sombra de um modo geral são favorecidas com o aumento da camada de liteira.

Efeitos da Abundância de árvores

A alta riqueza de espécies de árvores de dossel e sub-dossel encontrada nas Florestas úmidas tropicais pode exceder a 300 indivíduos por hectare para árvores com $DAP \geq 10$ cm em um hectare de floresta (Vormisto *et al.* 2000, Valencia *et al.* 2004). Além da riqueza de

espécies, informações como o número de indivíduos, podem nos ajudar, a saber, como estas espécies estão partilhando os recursos necessários para sua sobrevivência, crescimento, fecundidade e estabelecimento, ou seja, como essa alta diversidade de espécies nas florestas tropicais se mantém na natureza.

A variação na abundância de árvores foi um dos componentes de estrutura da floresta que esteve correlacionado positivamente com a abundância de algumas das espécies de palmeiras selecionadas para o estudo. *Astrocaryum gynacanthum*, *Oenocarpus minor* e *O. bacaba* foram as espécies que ocorreram em locais com maior número de árvores. Essas espécies de palmeiras, freqüentemente ocorrem em áreas de platô onde o sub-bosque é mais denso e conseqüentemente, com menor disponibilidade de luz. Essa medida da abundância de árvores indiretamente pode estar nos dando uma informação de como essas espécies de sub-bosque como *O. minor* e *A. gynacanthum* estão partilhando esse recurso.

Cintra *et al.* (2005) não encontraram efeitos da abundância de árvores da floresta na riqueza e abundância de indivíduos adultos de palmeiras, e eles atribuem esse resultado ao efeito de massa produzido pela alta diversidade de espécies de árvores.

Interações positivas e negativas na sobrevivência de plântulas próximas a árvores adultas têm sido bem documentadas (Ibáñez & Schupp 1992). Fowler (1988) estudando duas espécies de gramíneas verificou que locais seguros para plântulas dessas espécies não são necessariamente caracterizados pela redução da densidade de plântulas em sua volta. Segundo Denslow *et al.* (1991), no sub-bosque de florestas neotropicais, plântulas de espécies de dossel competem com a bem desenvolvida e diversa comunidade de arbustos, palmeiras, ervas e pequenas árvores. Essas espécies de sub-bosque são bem adaptadas às condições ambientais da floresta e são capazes de não somente persistirem nesses locais, como também crescer e se reproduzir.

Efeitos da abundância de Troncos caídos no chão e mortos em pé

A distribuição espacial e a abundância de troncos caídos no chão e de troncos mortos em pé podem afetar a regeneração natural das plantas em vários aspectos. Ela pode ter um efeito positivo na dinâmica de recrutamento populacional de muitas espécies em florestas neotropicais, pois altera as condições do dossel, proporcionando uma maior incidência de luz, maior temperatura e menor umidade e ainda oferece às sementes e plântulas locais menos visíveis a predadores, aumentando a chance de sobrevivência (Kiltie 1981, Smythe 1989, Cintra 1998). Alguns vertebrados terrestres tais como cutia (*Dasyprocta leporina*) e cutiara (*Myoprocta pratii*) dispersam as sementes enterrando-as em locais próximos a esses componentes estruturais das florestas, e como as esquecem, a sobrevivência nestes locais tende a ser maior.

Troncos mortos caídos no chão e mortos em pé na floresta também podem constituir grande fonte de nutrientes para os indivíduos presentes próximos a estes componentes estruturais da floresta, pois essa matéria orgânica em decomposição representa um componente de vital importância para maioria dos processos funcionais que ocorre nos ecossistemas florestais. Nesses locais, onde há uma maior ciclagem de nutrientes provenientes do material em decomposição (troncos mortos em pé e caídos no chão), o recrutamento, sobrevivência, crescimento, fecundidade e estabelecimento das plantas podem ser bastante favorecidos.

Neste estudo somente *A. gynacanthum* apresentou uma relação com a abundância de troncos caídos no chão. No entanto a relação apresentada foi inversa, indicando que locais com maior números de indivíduos desta espécie apresentam um menor número de troncos caídos no chão. *A. gynacanthum* é uma espécie de sub-bosque, freqüentemente encontrada em locais com dossel mais fechado. Esta maior abundância de indivíduos de *A. gynacanthum* nestes locais, pode estar mais relacionada a disponibilidade de luz no ambiente do que necessariamente aos nutrientes proporcionados por essa matéria orgânica em decomposição

Esse ambiente dinâmico e heterogêneo apresentado pelas Florestas Tropicais, originado pela composição florística, manchas de vegetação com diferentes idades e por alguns fatores físicos (como luz, topografia, temperatura, solos) faz com que a dinâmica populacional de muitas espécies de palmeiras seja influenciada por uma alta heterogeneidade espacial e temporal. Verificar como essa heterogeneidade ambiental influencia a dinâmica populacional nas florestas é bastante importante para poder entender os padrões de distribuição de muitas espécies de plantas e palmeiras.

9. CONSIDERAÇÕES FINAIS

- ✓ A heterogeneidade ambiental em pequena escala da Floresta Amazônica produzida por ações isoladas ou em conjunto de alguns componentes de estrutura da floresta é muito importante na ecologia de muitas palmeiras, pois pode afetar a abundância e ocorrência de algumas espécies;
- ✓ Os padrões de distribuição e/ou abundância das espécies de palmeiras, *Oenocarpus bacaba*, *O. minor*, *O. bataua*, *Astrocaryum gynacanthum*, *Euterpe precatoria* e *Iriartella setigera*, estão associados à topografia do local (componente da paisagem da floresta, aqui tratado como componente da estrutura da floresta) e ao potencial hídrico do solo;
- ✓ A abundância de *Astrocaryum gynacanthum*, *Oenocarpus minor* e *O. bacaba*, espécies que ocorreram em partes mais altas da floresta (áreas de platô) tiveram sua abundância positivamente afetada pelo número de árvores com $DAP \geq 10$ cm, sugerindo que essas espécies de palmeiras de sub-bosque e de dossel conseguem coexistir e preferir estes tipos de habitats;
- ✓ A abundância de *Astrocaryum gynacanthum* é influenciada pelas características do microsítio: abertura do dossel e abundância de troncos caídos no chão. Locais com um menor número de troncos caídos no chão e com menor abertura do dossel apresentam uma maior abundância desta espécie;
- ✓ Algumas espécies de palmeiras foram afetadas somente por um componente de estrutura da floresta e devem ser mais resistentes e, portanto menos exigentes do que as que foram afetadas por vários componentes. Estas diferenças nas respostas interespecíficas das palmeiras à heterogeneidade da floresta deve contribuir para a separação de nichos e, portanto coexistência delas em um mesmo local. Estes mecanismos são importantes na manutenção da variabilidade estrutural da floresta e devem ajudar a explicar porque uma

dada área tem maior abundância de indivíduos e riqueza de espécies que outras nas Florestas Tropicais;

- ✓ Esses padrões sugerem que a especialização de nicho deve ser um importante fator para a coexistência de muitas espécies de palmeiras. No entanto, investigações sobre especialização de nicho em diferentes escalas espaciais e temporais, para a comunidade de palmeiras devem ser realizadas com o intuito de descobrir mais detalhes sobre a real influência dos componentes de estrutura (e paisagem) da floresta neste grupo vegetal.

10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ashton, P. S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 155-196.
- Bastos, O. G. 2003. O uso de habita pela comunidade de corujas (Strigidae) em uma floresta de terra firma na Amazônia Central. Dissertação de mestrado. INPA/UFAM, Manaus.
- Basnet, K. 1992. Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest in Puerto Rico. *Biotropica* 24: 31-42.
- Bazzaz, F. A. 1975. Plant species diversity in old-field sucesional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
- Begon, M.; Harper, J. L. and Towsend, C. R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3rd ed. Oxford, Blackwell Science.
- Castilho, C. V. 2000. Efeito de componentes da heterogeneidade micro espacial da floresta na sobrevivência de sementes e plântulas de *Oenocarpus bacaba* Mart. (Arecaceae). Dissertação de mestrado. INPA/UFAM, Manaus.
- Castilho, C. V. 2004. Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 Km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central. Tese de doutorado, INPA/UFAM, Manaus.
- Chauvel, A.; Lucas, Y. & Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brasil. *Experientia* 43: 234-241.
- Chazdon, R. L. & Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chazdon, R. L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *Journal of Ecology* 74: 995-1012.
- Cintra, R. 1997. Leaf letter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 709-725.

- Cintra, R. & Horna, V. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 257-277.
- Cintra, R. 1998. Sobrevivência pós-dispersão de sementes e plântulas de três espécies de palmeiras em relação à presença de objetos naturais na Floresta Amazônica. Pp. 83 – 98. in Gascon, C.; Montinho, P. (eds.), *Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo*. INPA, Manaus, 373p.
- Cintra, R. & Terborgh, J. 2000. Forest microspatial heterogeneity and seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in an Amazonian forest. *Ecotropica* 6: 77-88.
- Cintra, R.; Ximenes, A. de C.; Gondim, F. R. & Kropf, M. S. 2005. Forest Spatial heterogeneity and palm richness, abundance and community composition in Terra Firme Forest, Central Amazon. *Revista Brasileira de Botânica* 28(1) 75-84.
- Cintra, R.; Maruoka, A. & Naka, L. No prelo. Abundance of two *Dendrocincla* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae) in relation to Forest structure in Central Amazon. *Acta Amazonica*.
- Clark, D. B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. Pp. 291-315 in K. S. Bawa & M. Hadley (eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. UNESCO, Paris.
- Clark, D. B.; Clark, D. A. & Rich, P. M. 1993 Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25 (4): 397-407.
- Clark, D. A.; Clark, D. B.; M. Sandoval, R. & Castro, M.V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76(8): 2581-2594.
- Clark, D. B.; Palmer, M. W. & Clark, D. A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662-2675.

- Condit, R.; Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *The American Naturalist* 140: 261-286.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer, P. J. and Gradwell, G. R. (eds.) Dynamics of numbers in populations. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, Netherlands. Pág. 298-312.
- Connell, J. H. 1978 Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Couto, L. & Sanz, L. M. A. 2002. Características físico-hídricas e disponibilidade de água no solo. *Circular Técnica* 21: 1-8. Embrapa Milho e Sorgo.
- Da Cruz, J. 2001. Caracterização morfológica, fenológica e produtividade de *Oenocarpus bacaba* Martius (Palmae) em floresta de terra firme e pastagens na Amazônia Central. Tese de doutorado, INPA/UFAM, Manaus.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical forest tree. *Biotropica* 12 (suppl.): 47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 431-451.
- Denslow, J. S.; Newell, E. & Ellison, A. M. 1991 The effect of understory palms cyclanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. *Biotropica* 23: 225-234.
- Derzi, M. & Cintra, R. No prelo. Effects of Forest components of the occurrence, group size and density of groups of bare-face tamarin (*Saguinus bicolor* – Primate: Callitrichidae) in Central Amazonia. *Acta Amazonica*.
- Dransfield, J. 1978. Growth forms of rain forest palms. Pp. 247-268 in Tomlinson, P. B., Zimmermann, M. H. (eds.), *Tropical trees as living systems: The proceedings of the fourth Cabot symposium held at Harvard Forest, Petersham, Massachusetts, on April 26-30, 1976*. Cambridge University Press, Cambridge, England.

- Englund, S. R.; O'Brien, J. J. & Clark, D. B. 2000. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest light environments. *Can. J. For. Res.* 30: 1999-2005.
- Fowler, N. L. 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69 (4): 209-227.
- Gentry, A. H. 1991. *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press. London.
- Gentry, A. H. & Terborgh, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" foodplain forest. In A. H. Gentry (ed) *Four Neotropical rainforests*, pp. 542-564. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- George, L. O. & Bazzaz, F. A. 1999. The fern understory as an ecological filter: Growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 846-856.
- Guillaumet, J. L. & Kahn, F. 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. *Acta Amazonica* 12(4): 61-77.
- Guillaumet, J. L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. *Experientia* 43: 241-251.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. New York.
- Henderson, A. 1995 *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York.
- Henderson, A.; Galeano, G. & Bernal, R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey. 352 pp.
- Howe, H. F.; Schupp, E. W. & Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Hutchings, M. J. 1997. The structure of plant populations. Pp. 325-358 in M. J. Crawley (ed.), *Plant ecology*. Blackwell Science 283: 554-557.
- Ibáñez, I. & Schupp, E. W. 2001. Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedling survival.

- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D. H. & Vázquez-Yanes, C. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T. C.; & Hadley, M. (eds.). Rain forest regeneration and management. Man and Biosphere Series, 6, UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris. Pág. 137-157.
- Kahn, F. & de Castro, A. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17: 210-216.
- Kahn, F. 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. *Biotropica* 18: 214-218.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia* 43: 251-259
- Kahn, F.; Mejia, K. & Castro, A. 1988. Species richness and density of palms in terra firme forests of Amazonia. *Biotropica* 20: 266-269.
- Kahn, F. & Mejia, K. 1990. Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazonia. *Forest ecology and Management* 33/44: 169-179.
- Kahn, F. 1991. Palms as key swamp forest resources in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 38: 133-142.
- Kahn, F. & de Granville, J. J. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Springer-Verlag, Berlin, 226p.
- Kahn, F. & Millan, B. 1992. *Astrocaryum* (Palmae) in Amazonia. A preliminary treatment. *Bull. Inst. Fr. Études andines*, 21(2):459-531.
- Kiltie, R. A. 1981. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: Why White-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica* 13 (2): 141-145.

- Kinupp, V. F. 2002. *Riqueza, abundância e distribuição do gênero Psychotria L. (Rubiaceae) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus – AM*. Dissertação de mestrado, INPA/UFAM, Manaus.
- Lepsch-Cunha, N. 2003. Efeito da fragmentação e do desmatamento no sucesso reprodutivo de uma palmeira amazônica: *Oenocarpus bacaba* Martius. Tese de doutorado, INPA/UFAM, Manaus.
- Lieberman, M.; Lieberman, D.; Hartshorn, G. S. & Peralta, R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73:505-516.
- Lleras, E.; Giacometti, D. C. & Coradin, L. 1983. Áreas críticas de distribución de palms en las Américas para coleta, evaluación y conservación. In: FAO/CATIE (eds.). *Palmeras poco utilizadas de America tropical*. CATIE, Imprenta Lil. San José, pp. 67-99.
- Lorenzi, H. 1996. *Palmeiras no Brasil: exóticas e nativas*. Nova Odessa, SP: Editora Plantarum.
- Losos, E. 1995. Habitat specificity of two palm species: experimental transplantation in Amazonian successional forests. *Ecology* 76 (8): 2595-2606.
- Luizão, F. J. & Schubart, O. R. 1987. Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia. *Experientia* 43: 259 – 265.
- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S. & Kruij, B. (2004) Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10: 592 - 600.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Marques-Filho, A. O.; Ribeiro, M. N. G. & Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. IV – Precipitação. *Acta Amazônica* 4: 759-768.

- Marquis, R. J.; Young, H. J. & Braker, H. E. 1986. The influence of understory vegetation cover on germination and seedling establishment in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 18 (4):273-278.
- Molofsky, J. & Augsburger, K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- Nuttle, T. 1997. Densimeter bias? Are we measuring the forest or the trees? *Wildlife Society Bulletin* 25(3): 610-611.
- Oliveira-Filho, A. T.; Vilela, E. A.; Carvalho, D. A. & Gavilanes, M. L. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal Tropical of Ecology* 10: 483-508.
- Peres, C. A. 1994. Composition, Density, and Fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica* 26 (3): 285-294.
- Rankin-de-Merona, J. L.; Prance, G. T.; Hutchings, R. W.; Silva, M. F.; Rodrigues, W. A. & Uehling, M. E. 1992. Preliminary results of a large-scale tree inventory of upland rain forest in the Central Amazon. *Acta Amazonica* 22 (4): 493-534.
- Reichardt, K.; Ranzani, G.; Freitas J. R., E. & Libardi, P. L. 1980. Aspectos hídricos de alguns solos da Amazônia – Região do baixo Rio Negro. *Acta Amazonica* 10 (1): 43-46.
- Ribeiro, J. E. L. S.; Hopkins, M. G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M. A. S.; Brito, J. M.; Souza, M. A. D.; Martins, L. H. P.; Lohmann, L. G.; Assunção, P. A. C. L.; Pereira, E. C.; Silva, C. F.; Mesquita, M. R. & L. Procópio. 1999. *Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA, Manaus, 816p.
- Ricklefs, R. E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist* 3: 376-381.
- Ricklefs, R. 1996. *A economia da natureza*. 3^a ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 470 p.

- Ruokolainen, K. A.; Linna, A. & Tuomisto, H. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 13: 243-256.
- Russell, S. K. & Schupp, E. W. 1998. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81: 434-443.
- Salm, R. 2004. Stem density and growth of *Attalea maripa* and *Astrocaryum aculeatum*: Implication for arborescent palms distribution across Amazonian forests. *Biota Neotropica* 4(1): 1-11.
- Scariot, A. O.; Filho, A. T. O. & Lleras, E. 1989. Species richness, density and distribution of palms in an Eastern Amazonian seasonally flooded forest. *Principes* 33 (4): 172-179.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76
- Silvius, K. M. 1999. Interactions among *Attalea* palms, bruchid beetles, and Neotropical terrestrial fruit-eating mammals: implications for the evolution of frugivory. Tese de Doutorado, Universidade da Florida, Gainesville, Florida.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: Evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* 21: 50-56.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79: 23-30.
- Sork, V. 1983. Distribution of pignut hickory *Carva glabra* along a Forest to edge transect and factors affecting seedling recruitment. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110: 494-506.
- Spirolo, W. 1991. Importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central. *A Primatologia no Brasil* 3: 285-296.

- Svenning, J. C. 1998. The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 7: 1529-1537.
- Svenning, J. C. 1999a. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 87: 55-65.
- Svenning, J. C. 1999b. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuní National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? *Journal of Tropical Ecology* 15: 355-366.
- Svenning, J. C. 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32(2): 252-261.
- Svenning, J. C. 2001a. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanic Review* 67(1):1-53.
- Svenning, J. C. 2001b. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology* 17: 97-113.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. *in*: Soulé, M. E. (Ed). *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. SINAUER, New York. P. 330-344.
- Terborgh, J.; Foster, R.B. & Nuñez V., P. 1996. Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. *Ecology* 77 (2): 561-567.
- Tuomisto, H., and K. Ruokolainen. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5:25-34.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. & Yli-Halla M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian Forests. *Science* 229: 241-244.

- Valencia, R.; Balslev, H. & Paz y Mino, C. G. 1994 High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-38.
- Vormisto, J.; Phillips, O. L.; Ruokolainen, K.; Tuomisto, H. & Vásquez, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography* 23: 349-359.
- Vormisto, J.; Svenning, J. C.; Hall, P. & Balslev, H. 2004a. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in *terra firme* forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577-588.
- Vormisto, J.; Tuomisto, H. & Oksanen, J. 2004b. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science* 15: 485-494.
- Wilkinson, L. 1998. Systat: The system for statistics. SYSTAT Inc. Evanston. Illinois.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

11. APÊNDICES

Apêndice I. Lista da localização das parcelas nas trilhas da Reserva Ducke (LO=Leste-Oeste / NS=Norte-Sul).

Trilha	Posição	Trilha	Posição
LO-1	500	LO-5	2400
LO-1	1400	LO-5	3200
LO-1	2000	LO-5	4000
LO-1	2500	NS-1	500
LO-1	3000	NS-1	1500
LO-1	3500	NS-1	2000
LO-1	4000	NS-1	2500
LO-2	500	NS-1	3000
LO-2	1500	NS-1	3500
LO-2	2000	NS-1	4000
LO-2	2600	NS-2	700
LO-2	3000	NS-2	1100
LO-2	3400	NS-2	1900
LO-2	4000	NS-2	2500
LO-3	500	NS-2	3300
LO-3	1300	NS-2	3700
LO-3	1800	NS-3	500
LO-3	2700	NS-3	1800
LO-3	3000	NS-3	2500
LO-3	3500	NS-3	3000
LO-3	4000	NS-3	3500
LO-4	800	NS-4	500
LO-4	1300	NS-4	1600
LO-4	1600	NS-4	2300
LO-4	2500	NS-4	3400
LO-4	3000	NS-4	4000
LO-4	3700	NS-5	500
LO-4	4000	NS-5	1500
LO-5	300	NS-5	2300
LO-5	1900	NS-5	3400

Apêndice II. Matriz de Correlação de Pearson para os componentes de estrutura da floresta, abundância de árvores com DAP ≥ 10 cm (ARV), abundância de troncos mortos caídos no chão com DAP ≥ 10 cm (TMCC), abundância de troncos mortos em pé com DAP ≥ 10 cm (TMP), média da espessura da liteira (MFOL), média da abertura do dossel (MDOS), topografia (TOP) e média do potencial hídrico do solo (MPH) amostrados em 60 parcelas distribuídas dentro da Reserva Ducke, Amazônia Central.

	ARV	TMCC	TMP	MFOL	MDOS	TOP	MPH
ARV	1.000						
TMCC	0.168	1.000					
TMP	-0.198	0.149	1.000				
MFOL	-0.076	0.056	-0.147	1.000			
MDOS	-0.335	-0.353	0.207	0.160	1.000		
TOP	-0.104	-0.050	0.186	-0.087	0.091	1.000	
MPH	0.085	-0.000	0.190	-0.079	0.113	0.741*	1.000

* Os asteriscos correspondem à significância estatística de $p < 0.05$ resultante da Matriz de Probabilidade de Bonferroni usada para avaliar como as correlações foram fortes e significantes entre as variáveis independentes (componentes de estrutura da floresta).

Apêndice III. Resultados das regressões logísticas múltiplas entre os componentes de estrutura da floresta, abundância de árvores com DAP ≥ 10 , abundância de troncos caídos no chão com DAP ≥ 10 , abundância de troncos mortos em pé com DAP ≥ 10 , proporção de abertura de dossel, espessura da liteira, topografia e ocorrência de *Astrocaryum gynacanthum*, *Euterpe precatoria*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* (N= 60 parcelas) na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Espécies	Componentes	ρ^2	T	p
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,458	1,816	0,069
	Abun. de troncos mortos no chão DAP10	0,458	-0,606	0,545
	Abun. de troncos mortos em pé DAP10	0,458	1,024	0,306
	Proporção de abertura de dossel	0,458	0,117	0,907
	Espessura da liteira	0,458	-0,360	0,719
	Topografia	0,458	1,345	0,179
<i>Euterpe precatoria</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,061	0,497	0,619
	Abun. de troncos mortos no chão DAP10	0,061	-0,066	0,947
	Abun. de troncos mortos em pé DAP10	0,061	-0,071	0,943
	Proporção de abertura de dossel	0,061	0,838	0,402
	Espessura da liteira	0,061	-1,784	0,074
	Topografia	0,061	-0,972	0,331
<i>Iriartella setigera</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,096	-0,165	0,869
	Abun. de troncos mortos no chão DAP10	0,096	-1,058	0,290
	Abun. de troncos mortos em pé DAP10	0,096	0,444	0,657
	Proporção de abertura de dossel	0,096	0,996	0,319
	Espessura da liteira	0,096	1,435	0,151
	Topografia	0,096	-0,357	0,721
<i>Oenocarpus bacaba</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,445	0,722	0,471
	Abun. de troncos mortos no chão DAP10	0,445	-0,851	0,395
	Abun. de troncos mortos em pé DAP10	0,445	-1,637	0,102
	Proporção de abertura de dossel	0,445	-1,010	0,313
	Espessura da liteira	0,445	-0,314	0,753
<i>Oenocarpus bataua</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,518	-0,703	0,482
	Abun. de troncos mortos no chão DAP ≥ 10	0,518	-0,906	0,365
	Abun. de troncos mortos em pé DAP ≥ 10	0,518	-0,186	0,852
	Proporção de abertura de dossel	0,518	-1,498	0,134
	Espessura da liteira	0,518	-0,539	0,590
<i>Oenocarpus minor</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,197	0,890	0,373
	Abun. de troncos mortos no chão DAP ≥ 10	0,197	-1,535	0,125
	Abun. de troncos mortos em pé DAP ≥ 10	0,197	-0,254	0,800
	Proporção de abertura de dossel	0,197	-0,571	0,568
	Espessura da liteira	0,197	-0,331	0,741

Apêndice IV. Resultados das regressões lineares múltiplas entre os componentes de estrutura da floresta, abundância de árvores com DAP ≥ 10 , abundância de troncos caídos no chão com DAP ≥ 10 , abundância de troncos mortos em pé com DAP ≥ 10 , proporção de abertura de dossel, espessura da liteira, topografia e abundância de indivíduos de *Astrocaryum gynacanthum*, *Euterpe precatória*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* (N= 60 parcelas) na Reserva Ducke, Amazônia Central.

Espécies	Componentes	R²	T	p
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Abun. de troncos mortos em pé DAP ≥ 10	0,296	0,755	0,454
	Espessura da liteira	0,296	-0,745	0,460
	Topografia	0,296	0,353	0,726
<i>Euterpe precatória</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,106	-1,703	0,094
	Abun. de troncos mortos no chão DAP ≥ 10	0,106	-0,086	0,931
	Abun. de troncos mortos em pé DAP ≥ 10	0,106	1,228	0,225
	Proporção de abertura de dossel	0,106	-0,435	0,665
	Espessura da liteira	0,106	-1,248	0,217
<i>Iriartella setigera</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,113	0,250	0,803
	Abun. de troncos mortos no chão DAP ≥ 10	0,113	-0,290	0,773
	Abun. de troncos mortos em pé DAP ≥ 10	0,113	-0,607	0,546
	Proporção de abertura de dossel	0,113	-0,133	0,895
	Espessura da liteira	0,113	0,764	0,448
<i>Oenocarpus bacaba</i>	Abun. de troncos mortos no chão DAP ≥ 10	0,387	-0,381	0,705
	Abun. de troncos mortos em pé DAP ≥ 10	0,387	-0,397	0,693
	Proporção de abertura de dossel	0,387	-1,373	0,176
	Espessura da liteira	0,387	0,835	0,407
<i>Oenocarpus bataua</i>	Abun. de árvores DAP ≥ 10	0,434	-1,747	0,086
	Abun. de troncos mortos no chão DAP ≥ 10	0,434	0,817	0,418
	Abun. de troncos mortos em pé DAP ≥ 10	0,434	-0,962	0,341
	Proporção de abertura de dossel	0,434	-1,290	0,203
	Espessura da liteira	0,434	0,776	0,448
<i>Oenocarpus minor</i>	Abun. de troncos mortos no chão DAP ≥ 10	0,172	0,555	0,581
	Abun. de troncos mortos em pé DAP ≥ 10	0,172	-0,839	0,405
	Proporção de abertura de dossel	0,172	0,116	0,908
	Espessura da liteira	0,172	-0,830	0,410
	Topografia	0,172	0,911	0,367