



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS**

Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia  
Tropical e Recursos Naturais

**DISTRIBUIÇÃO DE PALMEIRAS (Arecaceae) AO LONGO DE  
GRADIENTES AMBIENTAIS NO BAIXO INTERFLÚVIO PURUS-  
MADEIRA, BRASIL**

**THAISE EMILIO LOPES DE SOUSA**

**Manaus, Amazonas**  
**Fevereiro, 2007**

**THAISE EMILIO LOPES DE SOUSA**

**DISTRIBUIÇÃO DE PALMEIRAS (Arecaceae) AO LONGO DE  
GRADIENTES AMBIENTAIS NO BAIXO INTERFLÚVIO PURUS-  
MADEIRA, BRASIL**

Orientadora: Flávia Regina Capellotto Costa

Dissertação apresentada ao PIPG-BTRN como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

**Manaus, Amazonas  
Fevereiro, 2007**

## FICHA CATALOGRÁFICA

S725 Sousa, Thaise Emilio Lopes de

Distribuição de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais no baixo Interflúvio Purus-Madeira, Brasil / Thaise Emilio Lopes de Sousa – Manaus: INPA/UFAM, 2007.

33 f. Il.

Dissertação (mestrado) – INPA/UFAM, Manaus 2007.

Orientadora: Flávia Regina Capellotto Costa  
Área de Concentração: Ecologia

1. Estrutura de comunidades 2. Palmeiras 3. Diversidade Beta

CDD 19ª ed. 584.5

**SINOPSE:** Estudou-se a resposta da comunidade de palmeiras aos gradientes ambientais de solo e liteira em uma floresta de planície no baixo interflúvio Purus-Madeira. Foi estabelecida relação entre tamanho das espécies da comunidade e a resposta ao gradiente de liteira. Adicionalmente, diferenças na resposta da comunidade e das espécies de palmeiras de acordo com a fase do desenvolvimento foram exploradas. A distribuição das espécies com relação aos gradientes ambientais foi analisada. Hipóteses sobre os processos que determinam os padrões de distribuição de palmeiras foram discutidas.

**PALAVRAS CHAVE:** comunidades vegetais, determinismo ambiental, floresta tropical, Amazonia, rodovia BR-319.

**KEY-WORDS:** plant community, environmental determinism, tropical forest, Amazon, BR-319 road.

*AOS QUERIDOS  
CIDA, EMILIO, JANE, DANILO E HELDER  
QUE FIZERAM MEU CAMINHO MAIS SUAVE...*

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao CNPq pela bolsa concedida, a FAPEAM e à Fundação Boticário de Proteção à Natureza pelo financiamento do projeto e as inúmeras pessoas que contribuíram para a realização desse trabalho e para a minha formação profissional e pessoal.

... A Flávia Costa, minha orientadora na ordem e na desordem, por estar integralmente disponível e disposta a ajudar mesmo tendo milhares de outras coisas mais importantes (ou interessantes) pra fazer...

... A Carolzinha pela ajuda em campo e na cidade, pelo exemplo de eficiência, por ter sido paciente com as nossas diferenças e principalmente por ter me ajudado a não complicar tanto as coisas...

... Ao Bruce Nelson por não ter poupado esforços em nos ajudar a entender melhor o interflúvio, mesmo que pra isso tivesse que perder horas explicando princípios de sensoriamento remoto, entre outras coisas...

... Ao Mario Cohn-Haft pelas muitas discussões frutíferas e por sempre me incentivar no trabalho com as palmeiras...

... Ao Renato Cintra, Carol Castilho e Bruce Nelson por terem avaliado cuidadosamente meu plano de dissertação...

... A Profa. Maria Lucia Absy, Silane Silva e ao pessoal do Laboratório de Palinologia por todo apoio em vidas pteridológicas passadas...

... Ao Jefferson da Cruz e Ocírio Pereira (Juruna) pelos primeiros passos nas identificações das palmeiras...

... Ao Andrew Henderson e Maria Cristina de Souza pelos ensinamentos de taxonomia de palmeiras e pela confirmação das identificações das espécies...

... A Tânia Pimentel pelo cuidado com as análises de solo...

... Aos meus companheiros de laboratório e agregados Rafael, Vitinha, JJ, Gabi, Anselmo, Saci, Nando, Fernanda e Carolzinha pelos mais diversos tipos de ajuda...

... Ao Ribamar pela boa vontade em colaborar com a nossa pesquisa, mesmo não sabendo exatamente o que estávamos fazendo...

... Ao pessoal do Tupana: Manoel, Deuziane, Tati, Taya, Paju, Denival, Dorival e Dona Zeneide pela amizade, companheirismo e hospitalidade durante todo o tempo que passamos em campo. Vocês foram a minha família aqui no Amazonas e estarão guardados pra sempre no meu coração!

... Ao Seu Lorival e Seu João pelo sacrifício de estarem no INPA antes do sol nascer...

... Ao Montanha pela amizade inesperada e principalmente por ter ficado dias e dias conferindo planilhas comigo no maior bom humor...

... Ao pessoal da Yoga (Pedro, Raquel, Goiano e Carol) por toda luz azul claro brilhante...

... A Vivi pela amizade que me confortou desde a minha primeira semana de Manaus, e pelas noites e noites de conversa jogada fora no apartamento do parque dos rios...

... Aos amigos de poucas horas ou muitos anos aos quais não tenho nada específico para agradecer, mas que não foram menos importantes para a minha formação...

... Ao PPG/BTRN pela organização e infra-estrutura do Curso de Ecologia. Agradecimentos especiais a Beverly e Andreza, pela amizade e prestatividade na organização da secretaria do curso...

... A minha turma de mestrado (Aline, Bogão, Carolzinha, Carol Colômbia, Cabeleira, Feliz, Helena, Helder, Joana, Mapi, Mano, Rodrigo, Silvia, Regi, Simone e Vivi) pelos bons momentos nos cursos de campo e fora deles...

... Aos meus familiares (Tia Sô, Tia Elaine, Cacau, Camila, Alan, Paula e Vó Wanda) que não deixaram que a distância diminuísse a importância que temos uns para os outros...

... Aos meus pais e avós a quem dedico essa dissertação e agradeço por tantas coisas que não seria capaz de sintetizar em uma sentença...

... A Mayra por compartilhar inquietações, ter sido terapeuta de todas as horas e por (apesar de tentar diversas vezes) nunca ter cobrado nenhum tostão por isso...

... A Carol Migliorini por ter conseguido ser minha amiga sempre, apesar dos pesares...

... Ao meu amorzinho, Helder, que poderia ter seu nome em todas as linhas desses agradecimentos e por toda a paz que o nosso amor me traz a cada dia.

*“Outrora, existiu um rei que desejava se divertir. Mandou que recolhessem todos os cegos de nascença da cidade e os trouxessem ao palácio. Feito isso, ordenou que trouxessem um elefante e, quando este estava no meio da corte, mandou que o apresentassem a todos os cegos, de maneira que cada cego tateasse uma parte diferente do elefante. Feito isso, o rei desceu do trono, aproximou-se e perguntou a cada um dos cegos: ‘tu, tateaste o elefante?’, ‘sim, senhor’, ‘e a que coisa é parecido este elefante?’ Aquele que tocou na perna do animal disse: ‘É um pilar’. O que tocou na orelha, disse: ‘É um abanador gigante’. Aquele que tocou nas presas, disse: ‘É um arado’. O que tocou na cabeça do animal, disse: ‘É um pote’. O que tocou na ponta da cauda, disse: ‘É uma vassoura’ e assim por diante. Não tardou muito, um cego chamava ao outro de mentiroso e, em pouco tempo, formou-se uma confusão. Todos se acusando e se ofendendo mutuamente, enquanto o rei, assistindo a tudo, ria e se divertia”*

(parábola budista)

## RESUMO

Para estudar a relação entre solo, liteira e a composição da comunidade de palmeiras, foram conduzidos levantamentos florísticos e determinadas a espessura da liteira, textura e fertilidade do solo em 40 parcelas em uma floresta de terra-firme. Todos sítios estavam localizados em uma paleo-várzea de relevo pouco recortado que atualmente dão forma ao interflúvio entre a parte baixa dos rios Purus e Madeira (Brasil). As parcelas cobriram um gradiente de teor de silte variando de 38 a 74%, soma de cátions trocáveis variando de 0,11 a 0,53  $\text{cmol.kg}^{-1}$  e espessuras da liteira entre 4,9 e 19,4 cm. A composição de espécies de palmeiras foi fortemente afetada pela espessura da liteira, textura e fertilidade do solo em meso-escala, que explicaram até 49 % da variação da composição. Isso suporta a teoria de que processos determinísticos relacionados a condições ambientais das florestas de *terra-firme* estão envolvidos na estruturação de comunidades em meso-escala. Fatores edáficos diferentes afetaram a ocorrência de jovens e adultos. A fertilidade do solo foi mais importante na determinação da ocorrência de jovens e a textura na de adultos. Para a comunidade como um todo, a textura do solo foi mais importante do que a fertilidade na determinação da ocorrência das espécies. Em áreas onde a amplitude de variação da fertilidade é pequena, a textura do solo pode definir gradientes hidrológicos que estruturam a comunidade de palmeiras. O efeito de componentes edáficos sobre a estrutura de comunidades vegetais foi reportado para diferentes grupos de plantas, entretanto, forte efeito da espessura de liteira em meso-escala ainda não havia sido evidenciado. Em maiores espessuras de liteira, foram observadas comunidades de palmeiras mais altas, sugerindo que a quantidade de liteira afeta não só a composição de espécies como também a estrutura florestal. A composição qualitativa (presença/ausência) de jovens foi afetada pelas condições de liteira em meso-escala demonstrando o papel fundamental desse fator para o estabelecimento das plantas em curto prazo. A espessura da liteira pode apresentar efeitos diretos e indiretos sobre a distribuição de espécies, composição da comunidade e estrutura da floresta e, por isso, é possível que influencie outros grupos de plantas ou animais na área de estudo. A comunidade baseada na composição de jovens e adultos respondeu de maneira diferente as condições de solo e liteira, mas isso não significa indivíduos da mesma espécie apresentaram respostas diferentes quando jovens ou adultos. A amplitude de ocupação dos gradientes ambientais por jovens foi semelhante a dos adultos, sugerindo que em gradientes ambientais estreitos o efeito de massa pode ser menos evidente.

## ABSTRACT

In order to study the relationship between soil, litter and palm community composition at the mesoscale, species surveys were conducted in 40 plots of *terra-firme* forest and litter depth, soil texture and soil fertility were determined. All sites were located on a weakly incised fossil floodplain that now forms the interfluvium between the lower reaches of the Purus and Madeira Rivers (Brazil). The inventory plots covered a soil texture gradient ranging from 38 to 74 percent silt, exchangeable bases varying from 0.11 to 0.53  $\text{cmol.kg}^{-1}$  and litter depth between 4.9 and 19.4 cm. The palm species composition was strongly affected by the litter thickness, soil texture and fertility at the mesoscale and these environmental variables together explained up to 49% of floristic variation. This supports the theory that deterministic processes related to the environmental conditions within *terra-firme* are involved in explaining community structure at the mesoscale. Different edaphic factors affected the composition of different life stages. Soil fertility was more important for the juveniles and soil texture for the adults. For the community as a whole, soil texture was more important than fertility in determining species composition. In areas where the fertility varies little, soil texture may be associated with a hydrological gradient which structures the palm community. The effects of edaphic components on plant community structure have been reported previously for different plant groups. The strong effect of litter depth at the mesoscale, however, has not been highlighted. Taller palm communities were associated with deeper litter, suggesting that the amount of litter affects both forest structure and composition. The qualitative composition (presence/absence) of juvenile palms was affected by litter depth, demonstrating the fundamental importance of this factor for short-term plant establishment. Litter thickness may have direct or indirect effects on the species distribution, community composition and forest structure, and thus other plant or animal groups may be influenced by litter in the studied area. The width of the environmental gradients occupied by juveniles and by adults were similar, suggesting that for narrow environmental gradients mass effect is less evident.

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	iv
RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii

### DISTRIBUIÇÃO DE PALMEIRAS (ARECACEAE) AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS NO BAIXO INTERFLÚVIO PURUS-MADEIRA, BRASIL

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MÉTODOS	
2.1. <i>Área de estudo</i> .....	4
2.2. <i>Levantamento florístico</i> .....	5
2.3. <i>Coleta de dados ambientais</i> .....	7
2.4. <i>Análise de dados</i> .....	7
3. RESULTADOS	
3.1. <i>Gradientes ambientais</i> .....	10
3.2. <i>Abundância e composição florística</i> .....	11
3.3. <i>Relações entre ambiente e composição florística</i> .....	13
3.4. <i>Relações entre porte da espécie e respostas ao gradiente de liteira</i> .....	16
3.5. <i>Correspondência entre padrões de jovens e adultos</i> .....	16
4. DISCUSSÃO	
4.1. <i>Relações entre ambiente e composição florística: solo</i> .....	18
4.2. <i>Relações entre ambiente e composição florística: liteira</i> .....	19
4.3. <i>Relações entre porte da espécie e respostas ao gradiente de liteira</i> .....	20
4.4. <i>Correspondência entre padrões de jovens e adultos</i> .....	21
4.5. <i>Restrição ambiental</i> .....	22
5. CONCLUSÕES .....	23
6. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	24
<i>APÊNDICES - Resultados dos testes de restrição ambiental ao longo dos gradientes de espessura de liteira, teor de silte e soma de cátions trocáveis</i> .....	30

# DISTRIBUIÇÃO DE PALMEIRAS (ARECACEAE) AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS NO BAIXO INTERFLÚVIO PURUS-MADEIRA, BRASIL

## 1. INTRODUÇÃO

Diversos estudos propuseram o papel de fatores ambientais na determinação de mudanças na composição de espécies em larga escala nas florestas tropicais (Gentry, 1988; Vormisto *et al.*, 2000; Tuomisto *et al.*, 2003; Poulsen *et al.*, 2006; ter Steege *et al.*, 2006, entre outros). Entretanto, escalas entre 1 e 10 km (meso-escala) receberam menos atenção (Clark *et al.*, 1995; Costa *et al.*, 2005; Kinupp & Magnusson, 2005; Jones *et al.*, 2006; Costa, 2006), apesar da heterogeneidade ambiental nessa escala ter sido usada para explicar a diversidade das florestas tropicais (Ricklefs, 1977; Clark *et al.*, 1998; 1999, Condit *et al.* 2002).

Na Amazônia central, a substituição de espécies tem sido associada a gradientes de solo e topografia (Kinupp & Magnusson, 2005; Costa *et al.*, 2005; Costa, 2006). Na região de Manaus, onde esses estudos se concentram, as características do solo são correlacionadas com a altitude (Chauvel *et al.*, 1987). No entanto, grande parte da Amazônia central é composta por áreas aparentemente planas ou levemente onduladas, representadas pelas planícies da região baixa dos rios Juruá-Purus-Madeira, localizadas a sudoeste de Manaus (Sombroek, 2000). Nessas regiões, que são páleo-várzeas relativamente jovens (Rossetti *et al.* 2005) e portanto, apresentam gradientes topográficos sutis, os gradientes edáficos podem ser dissociados da topografia, sendo possível entender melhor o papel da variação edáfica na determinação da variação da composição florística.

Fatores edáficos e topográficos explicam somente uma pequena porção da variação florística e, mesmo quando considerado o efeito da distância geográfica, grande parte da variação na estrutura da comunidade continua sem explicação (Duivenvoorten *et al.*, 2002; Normand *et al.*, 2006; Tuomisto *et al.*, 2003; Vormisto *et al.*, 2004b). Sendo assim, é possível que outros fatores importantes na determinação da estrutura das comunidades ainda não tenham sido considerados.

O acúmulo e decomposição de liteira têm sido estudados pelo seu efeito na heterogeneidade espacial das florestas em escala local (Molofosky & Augspurger, 1992; Cintra, 1997; Cintra *et al.*, 2005). A liteira desempenha dois dos maiores papéis nos ecossistemas florestais: primeiro, a queda de liteira é parte inerente do ciclo de nutrientes, e segundo, a liteira forma uma camada protetora na superfície do solo que regula as condições

micro-climáticas (Sayer, 2005). A presença de liteira pode não afetar diretamente a ocorrência das espécies, mas altera condições ambientais e com isso pode influenciar a interação entre populações com diferentes sensibilidades à sua acumulação, afetando a estrutura da comunidade (Facelli & Pickett, 1991). Xiong & Nilsson (1999) demonstraram que a liteira apresenta efeito geralmente negativo sobre a vegetação, porém a magnitude do efeito varia com a quantidade de liteira e a espécie estudada, entre outros fatores. Os mesmos autores concluíram que esse padrão global de efeitos da liteira sobre a vegetação fornece subsídios para que a variação da liteira seja considerada como um fator fundamental no controle da estrutura de comunidades vegetais. Diferentemente do que ocorre em escalas de poucos metros, a espessura da liteira pode ser previsível em escalas maiores (Molofsky & Augspurger, 1992). Desta forma, é esperado que o efeito da liteira não se restrinja à escala local e sim que seja observado também em escalas maiores e que a variação florística seja mais bem explicada se incluirmos essa variável ambiental como preditora.

Florestas dominadas por palmeiras (Veloso, 1981) cobrem cerca de 20 % da área original de floresta na Amazônia brasileira (IBGE, 1997). A diversidade, relevância ecológica e a grande variedade de usos das palmeiras têm atraído a atenção e resultado em estudos sobre diversos aspectos da sua distribuição e relações ecológicas (revisado em Svenning, 2001). Comunidades de palmeiras podem ser dominadas por poucas espécies, porém a identidade e a densidade de espécies variam entre regiões (Vormisto *et al.*, 2004b). A composição e a estrutura da comunidade de palmeiras não são homogêneas em larga escala (Kahn & de Granville, 1992), mas áreas adjacentes podem compartilhar mais de 60 % das espécies (Vormisto *et al.*, 2004b). A substituição de espécies de palmeiras ao longo de gradientes ambientais foi relativamente bem estudada nas florestas de terra-firme na Amazônia, tendo sido evidenciadas respostas à heterogeneidade micro-ambiental (Cintra *et al.*, 2005; Svenning, 1999), drenagem (Kahn, 1987), condições edáficas (Vormisto *et al.*, 2000; Vormisto *et al.*, 2004a) e topografia (Svenning, 1999; Kahn, 1987; Vormisto *et al.*, 2000; Vormisto *et al.*, 2004a). No entanto, poucos são os estudos que associam a ocorrência de palmeiras a condições de liteira (Svenning, 2001) e somente Cintra *et al.* (2005) estudaram o efeito da heterogeneidade de condições de liteira sobre uma comunidade de palmeiras.

A resposta às condições ambientais pode mudar ao longo do desenvolvimento das plantas (Davies *et al.*, 1998). Indivíduos jovens podem ocorrer em ambientes menos favoráveis ao estabelecimento e crescimento até a fase adulta, porém por serem menos competitivos tendem a desaparecer localmente nas fases subseqüentes (Russo *et al.*, 2005). A ocorrência de espécies fora de habitats onde podem formar populações viáveis dilui a relação

entre espécies e ambiente (Shmida & Wilson, 1985). Se indivíduos jovens conseguem se estabelecer em um ambiente, mas não são capazes de atingir idade reprodutiva, então é possível que a amplitude ocupada do gradiente ambiental seja maior para jovens do que é para adultos, levando a mudanças na resposta das espécies aos gradientes ambientais dependendo da fase considerada. Vormisto (2002) concluiu, a partir do estudo detalhado da abundância e estrutura populacional de espécies de palmeiras, que a distribuição das abundâncias entre locais poderia ter sido bastante diferentes se somente adultos ou sub-adultos fossem incluídos nas análises. Nesse mesmo sentido, Kahn & Castro (1985), em um estudo pioneiro a respeito da relação entre drenagem e ocorrência de palmeiras, encontraram juvenis de *Euterpe precatoria* em solos bem drenados, embora os adultos tenham praticamente se restringido a solos encharcados.

Existem evidências que a resposta das palmeiras a gradientes edáficos e à heterogeneidade ambiental esteja associada ao porte da planta (Svenning, 1999; Ruokolainen & Vormisto, 2000; Vormisto *et al.*, 2000). Diferenças entre os organismos afetam a escala relativa de investigação, porque variações que são relevantes para espécies de sub-bosque podem não ser essenciais para espécies de dossel (Wiens, 1989). Do mesmo modo, pode ser esperado que a resposta da comunidade a fatores ambientais também esteja associada ao porte das espécies e apesar da importância da questão, nenhum estudo até agora testou essa hipótese.

Especificamente, esse estudo se propõe a responder as seguintes questões: (1) Quais são os efeitos relativos do solo e da camada de liteira sobre a composição da comunidade de palmeiras em meso-escala em uma floresta de terra-firme na planície do baixo interflúvio Purus-Madeira? (2) As espécies de palmeiras possuem distribuição restrita ao longo dos gradientes ambientais? (3) A resposta ao fator ambiental mais importante pode ser associada ao tamanho das espécies? (4) Os efeitos relativos dos fatores ambientais sobre a comunidade são diferentes se considerados somente jovens ou somente adultos? (5) A amplitude ocupada dos gradientes ambientais difere entre jovens e adultos?

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido em uma floresta de terra-firme entre os rios Purus e Madeira (Amazônia central, Brasil), próximo à BR-319, rodovia que liga Manaus a Porto Velho ( $04.7877^{\circ}$  S,  $06.66515^{\circ}$  W, Figura 1). A região é tida como pertencendo à formação Solimões, constituída por sedimentos do Pleistoceno (Brasil, 1978). No entanto, Rossetti *et al.* (2005) consideram os depósitos muito mais recentes (entre 7000 e 27000 anos) e sugerem a ocorrência de freqüentes perturbações no Neógeno, provavelmente resultado de mudanças climáticas e atividade tectônica, eventos que podem ter alterado recentemente a paisagem da região e afetado a biodiversidade. A idade jovem sugerida por Rossetti *et al.* (2005) é reforçada pela presença de páleo-canais e páleo-diques marginais ainda visíveis na terra firme em imagens ópticas do sensor Landsat TM e na topografia do SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*).

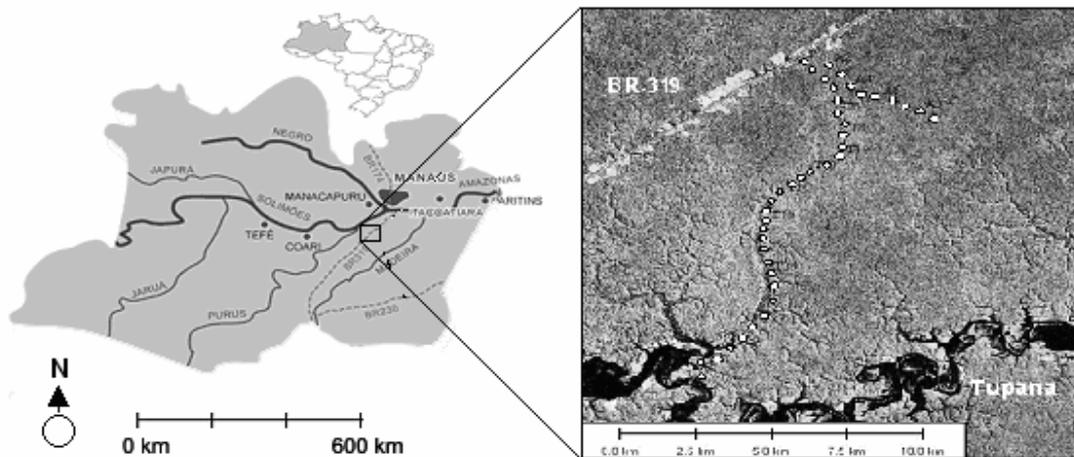


Figura 1: Localização das 40 parcelas em imagem Landsat (2000), próximo ao km 158 da BR-319, Interflúvio Purus-Madeira, Amazônia central, Brasil.

A geomorfologia da região é caracterizada pela ocorrência de grandes interflúvios tabulares com topografia muito plana (Brasil, 1978) e altitudes variando entre 30 e 50 m (IBGE, 1997). A presença de micro-relevo com variações de altitude entre 1 e 3 m é bastante freqüente e favorece a formação de poças temporárias no local. A presença de grandes quantidades de liteira e raízes finas sobre o solo, similar ao encontrado em solos podzólicos da calha norte do rio Amazonas, também é característica marcante da região, apesar do solo siltoso. Nas muitas árvores caídas observam-se raízes pivotantes com não mais que 50 cm de

comprimento, sugerindo a existência de lençol freático próximo à superfície durante uma parte do ano. A altura do dossel é de cerca de 40 m (Brasil 1978) e palmeiras são um elemento constante no sub-bosque.

## 2.2. Levantamento florístico

Dados de composição da comunidade de palmeiras foram coletados em 40 parcelas sistematicamente distribuídas ao longo de duas trilhas perpendiculares à BR-319. Na primeira trilha, que mede 5 Km, foram amostradas 9 parcelas e na segunda, que mede 16 Km, foram amostradas 31 parcelas. A distância mínima entre trilhas foi de 600 m e entre parcelas 500m. As parcelas tiveram sempre 250 m de comprimento e seguiram curvas de nível, segundo o sugerido por Magnusson *et al.* (2005), para minimizar a variação interna das parcelas. Palmeiras de pequeno porte, jovens de espécies com DAP > 10 cm e palmeiras acaules foram amostradas em parcelas de 250 x 2,5 m (0,065 ha). A área de amostragem para palmeiras com DAP maior que 10 cm foi expandida para 250 x 20 m (0,5 ha), devido à sua baixa ocorrência. Somente indivíduos com altura igual ou superior a 20 cm, considerando a altura da folha mais alta, foram incluídos na amostragem. Os indivíduos de palmeiras foram contados e identificados até o menor nível taxonômico possível em cada parcela. Em espécies clonais, cada estipe foi considerado como um indivíduo.

A identificação foi feita com auxílio de bibliografia específica (Henderson, 1995; Henderson, 2000). Indivíduos férteis foram coletados para confirmação das identificações no Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) por meio de consulta ao material depositado e confirmação por especialistas (Andrew Henderson –NYBG e Maria Cristina de Souza - UFAM).

A fase do desenvolvimento foi definida em função da altura do indivíduo. Para cada espécie foi definida a altura mínima para pertencer ao sub-grupo de jovens ou adultos (Tabela 2.1) baseados em consulta à bibliografia especializada (Henderson 1995) e observações de campo. Devido a grande densidade de *Lepidocaryum tenue* somente indivíduos adultos foram considerados nas amostragens.

Tabela 2.1: Alturas mínimas consideradas para definição das fases do desenvolvimento das espécies encontradas em 40 parcelas no Interflúvio Purus-Madeira (Adaptado de Henderson, 1995)

Espécie	Jovem (m)	Adulto (m)
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	1,00	3,00
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G. Mey.	1,00	8,00
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	1,00	2,00
<i>Astrocaryum murumuru</i> (Mart.) var <i>ferrugineum</i> (Kahn & Millán)	1,00	2,00
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	1,00	7,00
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	1,00	6,00
<i>Attalea speciosa</i> Mart.	1,00	10,00
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart. var <i>excarpa</i> Barb. Rodr.	0,40	1,50
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr.	0,40	3,00
<i>Bactris aubletiana</i> Trail	0,40	1,00
<i>Bactris balanophora</i> Spruce	1,00	2,50
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr.	0,40	2,00
<i>Bactris gastoniana</i> Barb. Rodr.	0,40	2,00
<i>Bactris hirta</i> Mart.	0,40	0,80
<i>Bactris maraja</i> Mart.	0,40	2,50
<i>Bactris oligocarpa</i> Barb. Rodr. & Trail	0,40	1,00
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	0,40	1,00
<i>Bactris syagroides</i> Barb. Rodr. & Trail	0,40	1,00
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	0,40	2,00
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	0,60	3,00
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	0,40	1,00
<i>Geonoma leptospadix</i> Trail	0,40	1,00
<i>Geonoma macrostachys</i> Mart. var <i>poiteauana</i> (Kunth) Henderson	0,40	1,00
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>chelidonura</i> (Mart.) Henderson	0,40	1,70
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>spixiana</i> (Mart.) Henderson	0,40	1,50
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>maxima</i> (Mart.)	0,40	2,00
<i>Geonoma oligoclona</i> Trail	0,40	1,50
<i>Iriartella setigera</i> Mart.	0,60	3,00
<i>Leopoldinia pulchra</i> Mart.	0,60	2,50
<i>Mauritia carana</i> Wallace	1,00	4,00
<i>Mauritia flexuosa</i> Mart.	1,00	4,00
<i>Mauritiella armata</i> (Mart) Burret	1,00	2,00
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	1,00	7,00
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	1,00	5,00
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	1,00	3,50
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H Wendl.	0,40	10,00

### 2.3. Coleta de dados ambientais

Amostras de solo foram coletadas na profundidade de 0-5 cm, depois de removida a camada de folhas, a cada 50 m ao longo de todo o comprimento de cada parcela e homogêneas para gerar uma amostra composta para cada parcela. Antes da análise, o solo foi seco ao ar, retirados restos de raízes e peneirado em uma malha de dois milímetros. As análises de granulometria (porcentagem de silte, areia grossa, areia fina e argila) e bases trocáveis ( $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$  e  $\text{K}^+$ ) foram feitas pelo Laboratório Temático de Solos e Plantas do Departamento de Agronomia do INPA.  $\text{Ca}^{++}$  e  $\text{Mg}^{++}$  trocáveis foram extraídos por KCl 1N e  $\text{Na}^+$  e  $\text{K}^+$  foram extraídos com solução de Mehlich I (Nelson *et al.* 1953). Todos nutrientes foram determinados por Espectrofotometria de Absorção Atômica.  $\text{Na}^+$  não foi incluído na soma de bases trocáveis por suas quantidades terem sido pequenas demais para serem detectadas pelo espectrofotômetro.

A espessura da liteira foi medida ao longo do eixo principal da parcela, a cada dois metros. Um bastão de metal graduado de dois milímetros de diâmetro foi forçado através da camada de folhas, tomando o devido cuidado para não compactá-las, até atingir a superfície do solo. As folhas de palmeiras foram consideradas nas medições de liteira. A média das distâncias entre o solo e a camada superior de folhas de todos os pontos foi considerada o valor de espessura de liteira para a parcela. Informações sobre a abrangência temporal das medidas disponíveis em <http://ppbio.inpa.gov.br/Port/inventarios/br319>.

### 2.4. Análise de dados

Correlações de Pearson, associadas a probabilidades de Bonferroni, foram usadas para detectar correlação entre abundância e frequência de indivíduos e abundância de palmeiras e profundidade de liteira.

A dimensionalidade da composição de espécies de palmeiras foi reduzida por escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS). O NMDS reduz as informações de um elevado número de atributos (espécies), até um pequeno número de variáveis ou eixos, que ordenam os pontos amostrais baseados numa distância estatística ajustada a partir das distâncias originais (McCunne & Grace, 2002). As ordenações da composição da comunidade de palmeiras foram feitas com base nas abundâncias das espécies (ordenações quantitativas), ou com base nos dados de presença e ausência (ordenações qualitativas). As ordenações quantitativas foram usadas para capturar os padrões apresentados pelas espécies mais

abundantes e, desta forma, evidenciar a contribuição da abundância relativa das espécies para a diferença entre locais. Para estas ordenações foi usado o índice de Bray-Curtis como medida de dissimilaridade (Faith *et al.*, 1987) sobre matrizes padronizadas por parcela (abundância relativa de cada espécie na parcela). Espécies abundantes representam somente uma pequena porção do total de espécies nas florestas amazônicas. Em análises sensíveis à abundância, estas poucas espécies abundantes podem constituir mais de 80% dos indivíduos e, portanto, ter um peso grande no processo de detecção de estrutura entre as comunidades. Quando as espécies mais abundantes são também as mais frequentes, sua contribuição aos resultados detectados em análises do tipo presença/ausência é relativamente pequena. Por esse motivo, adicionalmente foram feitas ordenações dos dados de presença e ausência com o índice de similaridade de Sørensen (Legendre & Legendre 1998) que, neste caso, evidenciam o padrão das espécies mais raras.

Os eixos resultantes da ordenação que descreve a composição da comunidade foram usados como variáveis dependentes nos testes inferenciais do efeito das variáveis ambientais. Os testes inferenciais foram conduzidos usando regressão múltipla multivariada. Uma das premissas desse teste é a de que não exista colinearidade entre as variáveis preditoras. Para detectar colinearidade foi feita correlação de Pearson entre as variáveis, associada a probabilidades de Bonferroni.

A auto-correlação espacial de cada variável ambiental foi testada por meio de teste de Mantel, para verificar se a variação ambiental está dissociada da variação espacial.

Como os eixos que resumem a composição (eixos de NMDS) representam somente uma fração da composição total da comunidade, a variância explicada pela regressão das variáveis preditoras sobre esses eixos também não diz respeito à composição total da comunidade. Para estimar que proporção da variância na composição da comunidade pode ser explicada pelas variáveis preditoras, a proporção da variância explicada pela regressão foi multiplicada pela proporção de variância da matriz original captada pelos eixos de ordenação.

A ordenação das espécies no gradiente de espessura de liteira foi feita com base na média ponderada das abundâncias de cada espécie no gradiente de espessura de liteira. Para isso, foi multiplicada a abundância da espécie na amostra pelo valor da espessura de liteira na mesma amostra. A média entre os valores de cada espécie é a sua média ponderada das abundâncias no gradiente de espessura de liteira. Colocando estas médias em ordem crescente, foi obtida a seqüência de espécies apresentada no gráfico de ordenação direta (Figura 3).

Testamos se as espécies foram mais restritas a uma condição ambiental do que o esperado pelo acaso usando um índice de restrição baseado em presença/ausência e independente do número de parcelas ocupadas (Kinnup & Magnusson, 2005). Essa correção é necessária porque é esperado que espécies mais frequentes apresentem uma maior amplitude de ocupação do gradiente (Clark *et al.* 1999). O desvio padrão (DP) foi a estatística selecionada para representar a amplitude de variação da espécie no gradiente ambiental. Para o número de parcelas ocupadas (N) por cada espécie, foram sorteadas parcelas em igual número e calculado o DP do valor da variável ambiental para esse conjunto de parcelas (DP observado). Para cada frequência de ocorrência foram sorteadas parcelas de igual número e calculado o desvio padrão do valor da variável ambiental correspondente (DP esperado). Esse procedimento foi repetido 100 vezes para as espécies que ocorreram em quatro ou mais parcelas. A proporção dos valores de DP nessas 100 amostras aleatórias que foram iguais ou menores do que o DP observado foi usada para o teste de significância.

Para testar se existe relação entre o porte das espécies e sua resposta aos fatores ambientais mais importantes, foi calculada a altura média dos indivíduos da comunidade para cada parcela de modo similar ao feito por Steege *et al.* (2006). Para determinar essas alturas, a abundância de cada espécie foi multiplicada pela altura máxima potencial da espécie e depois calculada a média desses valores por parcela. Para testar a correlação entre as alturas médias por parcela e o gradiente foi feita correlação de Pearson associada a probabilidades de Bonferroni.

As ordenações foram feitas com PC-ORD (McCune & Mefford, 1999). Para os testes inferenciais, de aleatorização e figuras foi usado SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 1990).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Gradientes ambientais.

As médias, desvios padrão e a amplitude de variação de cada gradiente estão apresentadas na Tabela 3.1.

Tabela 3.1. Média e desvios padrão das variáveis ambientais medidas nas 40 parcelas do Interflúvio Purus-Madeira, Amazônia central. (amplitude de variação entre parênteses). Para espessura de liteira pontual foram considerados todos os valores de espessura de liteira medidos, independente da parcela, e para espessura média foram consideradas as médias das 40 parcelas.

Variável ambiental		Média (amplitude de variação)
Textura do solo	Teor de argila (%)	17,7 ± 8,8 (3,5 - 42,5)
	Teor de silte (%)	57,3 ± 10,4 (38,2 - 74,9)
	Teor de areia (%)	25,0 ± 10,2 (8,6 - 53,6)
Cátions trocáveis	Ca <sup>++</sup> (cmolc.kg)	0,03 ± 0,01 (0,02 - 0,07)
	Mg <sup>++</sup> (cmolc.kg)	0,13 ± 0,05 (0,07 - 0,29)
	K <sup>+</sup> (cmolc.kg)	0,09 ± 0,04 (0,03 - 0,19)
	Soma (cmolc.kg)	0,26 ± 0,09 (0,11 - 0,53)
Espessura da liteira (cm)	Pontual	11,7 ± 6,9 (0,0-55,0)
	Média por parcela	12,0 ± 3,8 (4,9-19,4)

A espessura da liteira variou consideravelmente, tanto dentro das parcelas quanto entre as parcelas. A baixa correlação ( $r = 0,118$ ) entre abundância absoluta de palmeiras e profundidade de liteira sugere independência entre essas duas variáveis.

A maior contribuição para a textura do solo foi dada pela fração de silte, as demais frações (argila e areia) variaram em sua contribuição relativa dependendo da amostra. As três frações da textura do solo (argila, silte e areia) foram significativamente correlacionadas (silte/areia:  $r = -0,638$ ; silte/argila:  $r = -0,450$ ; areia/argila:  $r = -0,401$ ;  $p = 0,001$  para todos os casos). Optou-se por usar o teor de silte como variável indicadora de textura por esta ser a fração de maior contribuição relativa e apresentar maior correlação com as demais frações.

Nenhuma das variáveis ambientais esteve correlacionada (espessura de liteira/teor de silte:  $r = -0,124$ ; espessura de liteira/cátions trocáveis:  $r = 0,132$ ; teor de silte/cátions trocáveis:  $r = 0,102$ ) ou apresentou auto-correlação espacial fortemente significativa (teor de silte:  $R = -0,089$ ,  $p = 0,050$ ; cátions trocáveis:  $R = 0,009$ ,  $p = 0,358$ ; espessura da liteira:  $R = 0,016$ ,  $p = 0,342$ ), o que mostra que as parcelas podem ser consideradas independentes com respeito às três variáveis ambientais analisadas

### 3.2. Abundância e composição florística

Um total de 22.465 indivíduos de palmeiras, pertencentes a 38 espécies, foi registrado nas 40 parcelas (Tabela 3.2). Destes, 1.389 plântulas foram identificados somente até gênero e, portanto excluídos das análises. Considerando a abundância de plântulas, jovens e adultos, *Lepidocaryum tenue*, *Oenocarpus bataua*, *Astrocaryum gynacanthum*, *Euterpe precatoria* e *Attalea maripa* foram as espécies mais abundantes. Estas espécies representaram apenas cerca de 15 % das espécies encontradas, mas foram responsáveis por 81 % da abundância total e ocorreram em pelo menos 87 % das parcelas. Houve uma forte correlação positiva entre abundância e frequência ( $r = 0,881$ ;  $p < 0,001$ ), indicando que as espécies mais abundantes foram também as mais frequentes.

Tabela 3.2: Abundância, frequência relativa (total, jovens e adultos) nas 40 parcelas do Interflúvio Purus-Madeira, Amazônia Central.

Espécie	Número de indivíduos	Frequência		
		Total (%)	Adultos (%)	Jovens (%)
<i>Lepidocaryum tenue</i> Mart. var <i>tenue</i> (Henderson) <sup>2</sup>	10.760	90	90	-
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart. <sup>3</sup>	3.044	100	52,5	92,5
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart. <sup>2</sup>	1.410	97,5	95	87,5
<i>Euterpe precatória</i> Mart. <sup>3</sup>	1.035	95	65	87,5
<i>Astrocaryum murumuru</i> Mart. var <i>ferrugineum</i> (Kahn & Millán) <sup>2</sup>	908	100	32,5	5
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart. <sup>3</sup>	601	92,5	47,5	80
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart. var <i>excarpa</i> Barb. Rodr. <sup>2</sup>	381	87,5	80	80
<i>Attalea speciosa</i> Mart. <sup>3</sup>	362	45	20	45
<i>Iriartella setigera</i> Mart. <sup>2</sup>	327	75	40	65
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H Wendl. <sup>3</sup>	236	100	2,5	75
<i>Oenocarpus minor</i> Mart. <sup>2</sup>	220	85	47,5	72,5
<i>Bactris hirta</i> Mart. <sup>1</sup>	219	87,5	77,5	67,5
<i>Geonoma oligoclona</i> Trail <sup>1</sup>	192	50	20	50
<i>Geonoma macrostachys</i> Mart. var <i>poiteauana</i> (Kunth) Henderson <sup>1</sup>	179	20	17,5	17,5
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart. <sup>3</sup>	146	57,5	70	97,5
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart. <sup>2</sup>	118	62,5	30	45
<i>Bactris syagroides</i> Barb. Rodr. & Trail <sup>1</sup>	93	50	35	30
<i>Bactris maraja</i> Mart. <sup>2</sup>	88	47,5	22,5	50
<i>Bactris balanophora</i> Spruce <sup>2</sup>	78	52,5	32,5	40
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth <sup>1</sup>	75	30	15	22,5
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr. <sup>2</sup>	72	27,5	7,5	17,5
<i>Attalea microcarpa</i> Mart. <sup>2</sup>	68	32,5	27,5	45
<i>Geonoma maxima</i> Mart. var <i>chelidonura</i> (Mart.) Henderson <sup>2</sup>	68	52,5	17,5	47,5
<i>Bactris oligocarpa</i> Barb. Rodr. & Trail <sup>1</sup>	66	50	42,5	20
<i>Geonoma maxima</i> Mart. var <i>maxima</i> (Mart.) <sup>2</sup>	50	32,5	10	27,5
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr. <sup>2</sup>	48	35	20	30
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G. Mey. <sup>3</sup>	46	32,5	17,5	15
<i>Bactris aubletiana</i> Trail <sup>1</sup>	37	27,5	12,5	22,5
<i>Geonoma leptospadix</i> Trail <sup>1</sup>	34	5	5	2,5
<i>Mauritiella armata</i> (Mart) Burret <sup>2</sup>	34	52,5	40	12,5
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart. <sup>1</sup>	24	22,5	17,5	15
<i>Mauritia carana</i> Wallace <sup>3</sup>	20	10	10	5
<i>Bactris gastoniana</i> Barb. Rodr. <sup>2</sup>	17	7,5	2,5	7,5
<i>Geonoma maxima</i> Mart. var <i>spixiana</i> (Mart.) Henderson <sup>2</sup>	11	15	5	10
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart. <sup>2</sup>	7	10	2,5	10
<i>Leopoldinia pulchra</i> Mart. <sup>2</sup>	3	2,5	2,5	2,5
<i>Mauritia flexuosa</i> Mart. <sup>3</sup>	1	2,5	5	-
<i>Attalea</i> sp.	1163	100	-	-
<i>Bactris</i> sp.	222	90	-	-
<i>Geonoma</i> sp.	4	7,5	-	-

<sup>1</sup> Pequeno porte; <sup>2</sup> Médio porte; <sup>3</sup> Grande porte;

### 3.3. Relações entre ambiente e composição florística

A ordenação da comunidade de palmeiras por NMDS em duas dimensões captou 90 % da variação na composição para dados quantitativos e 71 % para dados qualitativos. Houve uma tendência similar de agrupamento dos pontos com espessura de liteira ao longo do eixo 1 (figura 2A) e com teor de silte ao longo do eixo 2 da ordenação dos dados quantitativos por NMDS (Figura 2B).

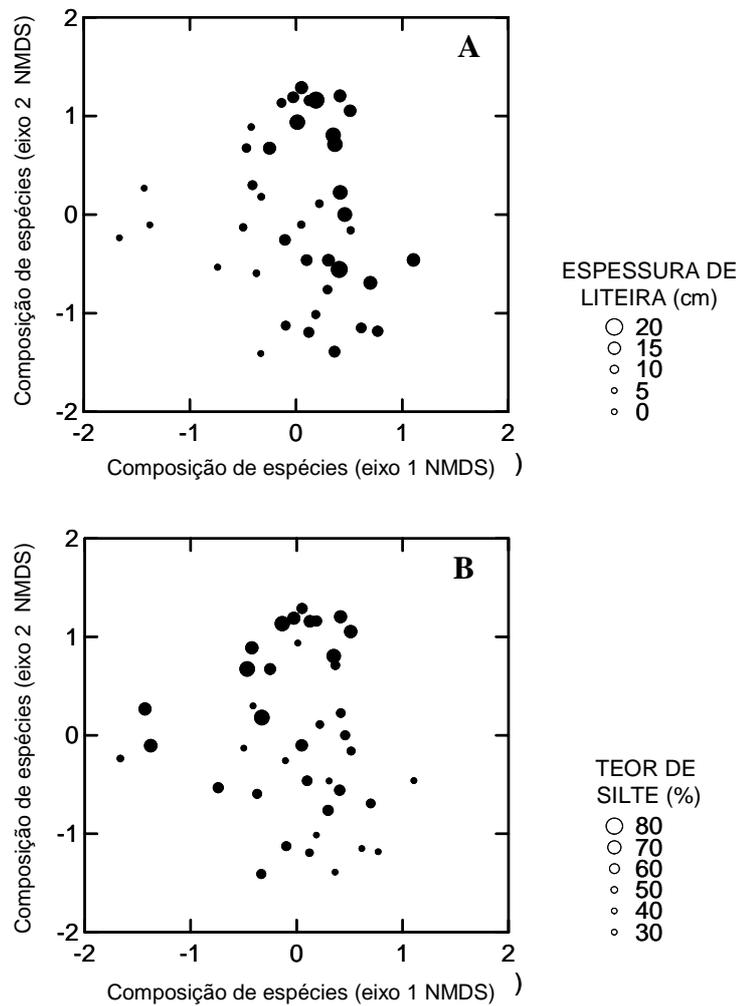


Figura 2. Ordenação das 40 parcelas quanto à composição quantitativa de espécies (representada por dois eixos de ordenação NMDS). O tamanho dos pontos é proporcional em (A) à espessura média da liteira de cada parcela e em (B) ao teor médio de silte em cada parcela.

A espessura da liteira e o teor de silte tiveram forte efeito sobre a composição de palmeiras baseada em dados quantitativos. A fertilidade do solo também teve efeito sobre a composição, mas de menor magnitude. No entanto, para dados de presença/ausência, somente os efeitos de textura e soma de bases foram significativos. As variáveis ambientais explicaram 49,6% da variância de composição baseada em dados quantitativos e somente 17,15% da variância para dados qualitativos (Tabela 3.3).

Tabela 3.3. Resultados das regressões múltiplas multivariadas (pillai-trace entre parênteses) entre a composição de espécies de palmeiras, resumida por NMDS, e as variáveis ambientais preditoras, para as 40 parcelas do Interflúvio Purus-Madeira, Amazônia central, Brasil.

	Dados quantitativos	Dados qualitativos
Soma de cátions trocáveis	( 0,338) p = 0,001*	(0,228) p = 0,011*
Teor de silte	(0,467) p = 0,000*	(0,258) p = 0,005*
Espessura de liteira	(0,657) p = 0,000*	(0,115) p = 0,118
PVOrd <sup>1</sup>	90,8 %	71,9 %
PVReg <sup>2</sup>	54,7 %	24,4 %
PVCom <sup>3</sup>	49,6%	17,15 %

<sup>1</sup>PVOrd - Proporção da variância captada pela ordenação em 2 dimensões; <sup>2</sup>PVReg - Proporção da variância nos dois eixos NMDS explicada pela regressão múltipla multivariada, com três variáveis independentes; <sup>3</sup>PVCom - Proporção da variância da comunidade explicada pelos preditores (PVCom = PVOrd - PVReg); \* valores significativos de p.

Nenhuma das 31 espécies analisadas quanto à restrição ambiental tiveram sua ocorrência limitada pelos gradientes analisados (Apêndice A). No entanto, a distribuição da abundância relativa nas parcelas ao longo do gradiente de espessura de mostra que aproximadamente 50% das espécies foi mais abundante em um dos extremos do gradiente (Figura 3).

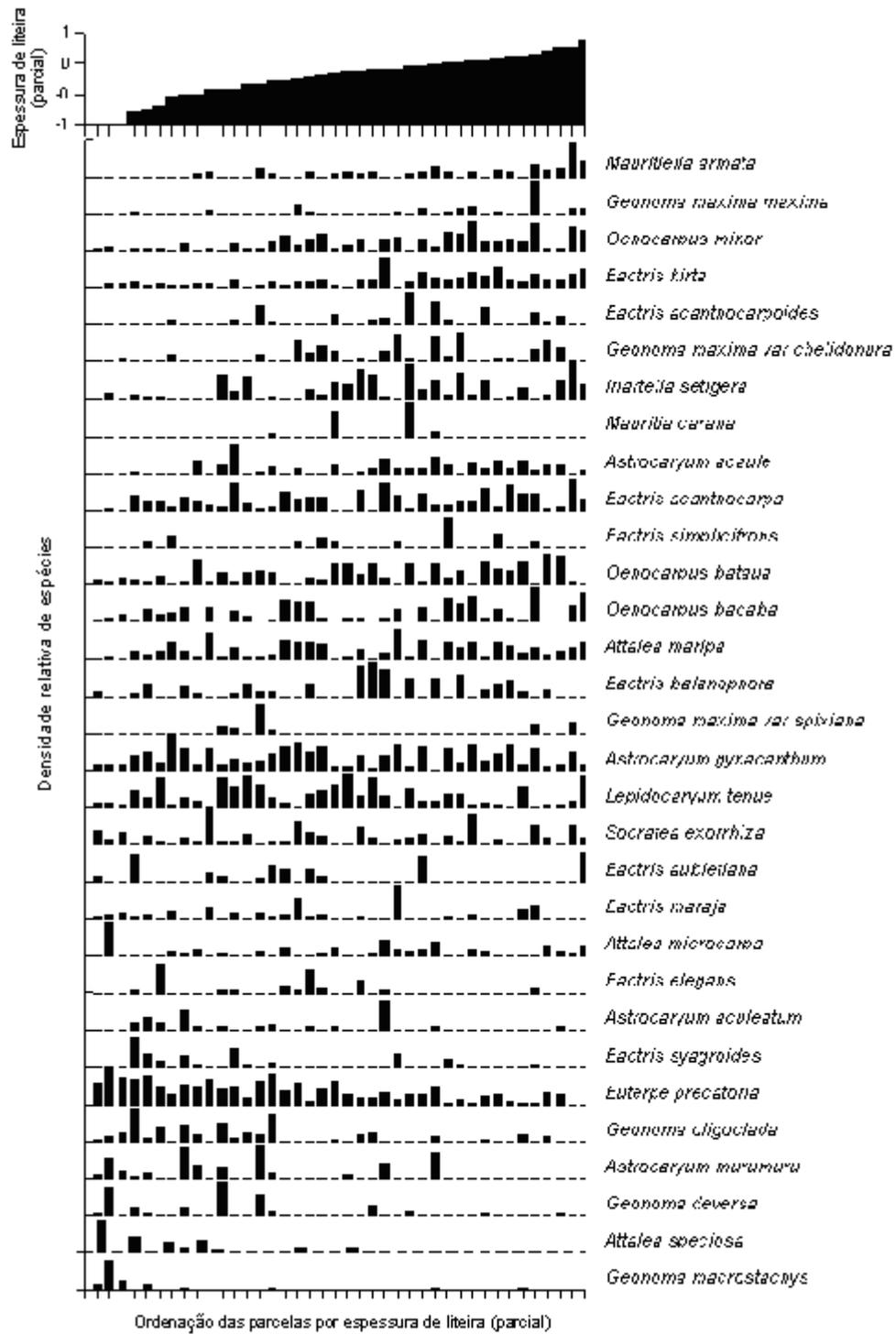


Figura 3: Densidade relativa de espécies de palmeiras ao longo do gradiente de espessura de liteira (parcial) em 40 parcelas do Interflúvio Purus-Madeira, Amazônia central, Brasil. Espécies que ocorreram em menos de três parcelas foram excluídas do gráfico

### 3.4. Relações entre porte da espécie e respostas ao gradiente de liteira

A altura média potencial da comunidade foi maior em parcelas com maiores espessuras de liteira ( $r = 0,360$ ;  $p = 0,023$ ). Um padrão de resposta relacionado com o porte também pode ser observado na distribuição das abundâncias no gradiente de liteira. Espécies de médio porte tenderam a se agrupar nas maiores espessuras de liteira, enquanto nas menores espessuras o porte parece não ser relevante para a distribuição das abundâncias das espécies (Figura 3). *Mauritiella armata*, *Geonoma maxima* var *maxima*, *Oenocarpus minor*, *Bactris acanthocarpoides*, *Geonoma maxima* var *chelidonura*, *Iriartella setigera*, *Astrocaryum acaule*, *Bactris acanthocarpa* e *Bactris balanophora*, que são espécies de médio porte, ocorreram em baixa abundância nas menores espessuras de liteira. *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus bacaba* e *Attalea maripa* ocorreram ao longo de todo gradiente, mas com maior abundância na metade superior do gradiente. *Astrocaryum gynacanthum*, *Euterpe precatória*, *Geonoma oligoclona*, *Astrocaryum murumuru*, *Geonoma deversa*, *Attalea speciosa* e *Geonoma macrostachys* apresentaram abundância concentrada ao extremo inferior do gradiente de espessura de liteira.

### 3.5. Correspondência entre padrões de jovens e adultos

A ordenação da composição de espécies de palmeiras por NMDS em duas dimensões captou para jovens e adultos; respectivamente, 86% e 83% da variação nas ordenações quantitativas e 64% e 71% nas ordenações qualitativas. A correspondência entre as matrizes de distância florística com todos os indivíduos e as matrizes de distância florística de jovens e adultos foi altamente significativa (teste de Mantel,  $R > 0,945$ ,  $p = 0,001$  para todos os casos). Teor de silte, soma de cátions trocáveis e espessura da liteira tiveram forte efeito sobre a composição de palmeiras baseada em dados quantitativos, tanto para jovens quanto para adultos (Tabela 3.4).

A proporção de variância explicada na fase jovem foi maior do que para a comunidade como um todo, apesar da ordenação da comunidade ter captado menor porção da variação. O mesmo não aconteceu para os adultos, em que a proporção de variância explicada com dados quantitativos foi menor e a com dados qualitativos foi pouco maior do que para a comunidade como um todo (Tabela 3.3 e 3.4).

Tabela 3.4. Resultados das regressões múltiplas multivariadas (pillai-trace entre parênteses) entre a composição da comunidade de palmeiras em cada classe etária, resumida por NMDS, e as variáveis ambientais e espaciais predictoras, para as 40 parcelas do Interflúvio Purus-Madeira, Amazônia central, Brasil.

Fase do desenvolvimento	Fator	Dados quantitativos	Dados qualitativos
Jovens	Soma de cátions trocáveis	(0,462) p = 0,000*	(0,377) p = 0,000*
	Teor de silte	(0,551) p = 0,000*	(0,283) p = 0,003*
	Espessura da liteira	(0,617) p = 0,000*	(0,351) p = 0,001*
	PVOrd	86,9%	68,9%
	PVReg	62,0%	43,3%
	PVCom	53,8%	29,8%
Adultos	Soma de cátions trocáveis	(0,492) p = 0,000*	(0,335) p = 0,001*
	Teor de silte	(0,354) p = 0,000*	(0,416) p = 0,000*
	Espessura da liteira	(0,568) p = 0,000*	(0,022) p = 0,680
	PVOrd <sup>1</sup>	83,4%	64,1%
	PVReg <sup>2</sup>	42,2%	32,9%
	PVCom <sup>3</sup>	35,1%	21,0%

<sup>1</sup>PVOrd - Proporção da variância captada pela ordenação em 2 dimensões; <sup>2</sup>PVReg - Proporção da variância nos dois escores NMDS explicada pela regressão múltipla multivariada, com três variáveis independentes; <sup>3</sup>PVCom - Proporção da variância da comunidade explicada pelos preditores (PVCom = PVOrd - PVReg); \* valores significativos de p.

Das 31 espécies analisadas, apenas *Astrocaryum acaule*, *Mauritiella armata* e *Attalea microcarpa* tiveram os adultos mais restritos do que o esperado pelo acaso ao longo de um dos gradientes ambientais (Apêndice B). De modo geral, a amplitude de distribuição de jovens e adultos foi similar ao longo dos gradientes ambientais analisados ( $T = 0,552$ ;  $p = 0,585$ ).

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. A Relações entre ambiente e composição florística: solo

A variação da textura do solo e concentração de cátions trocáveis esteve relacionada com a variação na composição quantitativa de espécies de palmeiras, o que está de acordo com o observado em outros estudos nos Neotrópicos (Clark *et al.*, 1995; Vormisto *et al.*, 2000; Svenning, 2001; Vormisto *et al.*, 2004b). Fatores edáficos e topográficos estão relacionados com hidrologia do solo e drenagem (Sollins, 1998) e seus efeitos são comumente associados (Tuomisto & Ruokolainen, 1994; Sollins, 1998; Svenning, 2001; Vormisto *et al.*, 2004a), podendo apresentar algum grau de sinergia.

Grandes categorias topográficas (platôs, vertentes e baixios) são frequentemente usadas na definição de habitats nas florestas de terra-firme, no entanto, nas florestas de terras baixas do interflúvio Purus-Madeira, a variação topográfica local não é tão bem marcada como nas demais florestas de terra-firme da Amazônia central. Por outro lado, nesses locais as variações micro-topográficas são bastante acentuadas resultando na formação de inúmeras poças temporárias que permanecem inundadas por vários meses. Silvertown *et al.* (1999) observaram, mesmo na ausência de variação topográfica acentuada, diferenciação de nichos ao longo de um gradiente de condições hidrológicas. As taxas de infiltração, de drenagem e a capacidade do solo em reter água são determinadas pela textura do solo (Sollins, 1998). Nesse estudo, o teor de silte do solo esteve mais fortemente relacionadas com a variação da comunidade de palmeiras do que a concentração de cátions trocáveis, diferentemente do encontrado por Vormisto *et al.* (2004) em áreas com maior amplitude de variação de cátions trocáveis (0,23-15,71 cmolc.kg) na Amazônia peruana. A amplitude de variação do fator pode afetar sua importância relativa na estruturação da comunidade e talvez por esse motivo a soma de cátions trocáveis não seja tão importante para comunidades vegetais na Amazônia central, onde a amplitude de variação é pequena, comparada a outras áreas da Amazônia Ocidental. Além disso, a topografia pouco acentuada da área de estudo não favorece o escoamento de água e é possível que gradientes hidrológicos definidos pela textura do solo sejam mais importantes na estruturação da comunidade do que gradientes de fertilidade nesses locais.

#### 4.2. *Relações entre ambiente e composição florística: liteira*

A espessura da liteira não explicou a variação na ocorrência de espécies de palmeiras adultas conforme revelado pela ordenação usando dados qualitativos (Tabela 3.4). O comportamento dos adultos não permitiu a detecção de restrição de ocorrência quando analisadas todas as fases conjuntamente. No entanto, a relação entre espessura da liteira e a composição quantitativa foi bem marcada e juntamente com a textura e a concentração de cátions do solo, foi capaz de explicar metade da variação na composição florística de palmeiras jovens e 1/3 da de adultos.

A distribuição da liteira dentro das parcelas foi bastante heterogênea, concordando com estudos anteriores (Cintra *et al.*, 2005; Molofosky & Augspurger, 1992). Assim, mesmo que determinada espessura de liteira limite pontualmente a ocorrência de alguma espécie, condições mais favoráveis podem ser encontradas a poucos metros de distância ou em outro momento do tempo. Nesse estudo, foram consideradas áreas maiores do que alguns poucos metros e que, portanto, abrigavam um mosaico de diferentes espessuras de liteira. Diversas condições de liteira ocorreram dentro de cada unidade amostral, porém foi observado que para cada parcela existia uma espessura predominante, representada aqui pela espessura de liteira média. Algumas espécies podem ter sido favorecidas por essa condição predominante e se tornado abundantes localmente. No entanto, outras espécies com capacidade de desenvolvimento em condições de liteira diferentes da predominante em uma determinada parcela podem ter nela ocorrido, já que manchas com outras espessuras poderiam ocorrer dentro de cada parcela em menor frequência. Provavelmente por esse motivo foi encontrada relação entre a composição de espécies e a espessura da liteira predominante somente quando considerados os dados de abundância.

Diversas hipóteses estão relacionadas ao efeito da liteira nas condições ambientais: a presença de liteira pode manter condições micro-climáticas favoráveis à germinação e sobrevivência de plântulas (Vásquez-Yanes *et al.*, 1990); a camada de liteira pode funcionar como barreira física impedindo a fixação das plântulas (Sydes & Grime, 1981); a decomposição de liteira pode aumentar a fertilidade do solo (Facelli & Pickett, 1991) e a sua queda pode causar danos às plântulas (Gilman *et al.*, 2003). Adicionalmente, o efeito de liteira também foi relacionado a interações bióticas, com evidências de que a camada de liteira pode afetar os níveis de herbivoria (Benitez-Malvido, 1999; Garcia-Guzman & Benitez-Malvido, 2003) e infecção por patógenos (Garcia-Guzman & Benitez-Malvido, 2003), ou dificultar a detecção de sementes por roedores (Cintra & Terborgh, 2000).

Nesse estudo, a correlação entre a concentração de cátions e a espessura da liteira não foi significativa, concordando com os resultados apresentados por Wood *et al.* (2006) que demonstraram que as quantidades de cálcio e magnésio presentes na liteira não variam entre tipos de solo. O efeito indireto da quantidade de liteira sobre a fertilidade do solo pode então ser descartado como possível causa do padrão observado, já que os dois fatores afetaram de maneira independente a composição da comunidade.

#### 4.3. Relações entre porte da espécie e respostas ao gradiente de liteira

Estudos populacionais demonstraram que as espécies respondem de maneira diferente às condições de liteira (Molofosky & Augspurger, 1992; Benitez-Malvido, 1999; Garcia-Guzman & Benitez-Malvido, 2003; Vasquez-Yanes *et al.*, 1990). A espessura de liteira aparentemente não afetou todas as espécies nesse estudo, embora a comunidade tenha sido fortemente estruturada por esse fator. A partir da análise da composição florística não é possível inferir quais das hipóteses anteriormente citadas podem estar relacionadas ao estabelecimento do padrão observado. Entretanto, o fato da altura média da comunidade ter sido maior em parcelas com maiores espessura de liteira nos fornece indícios de que efeitos relacionados indiretamente ao porte sejam os mais prováveis agentes estruturadores dessa comunidade.

Palmeiras de dossel são generalistas em habitats determinados por características do solo (Ruokolainen & Vormisto 2000) e, portanto, é plausível que outros fatores, como por exemplo, a liteira, estejam localmente envolvidos na segregação de nichos para esse grupo. Dentre as palmeiras de dossel, somente *O. bataua*, *E. precatória* e *A. speciosa* parecem responder à variação na espessura de liteira de maneira consistente. Svenning (1999) observou ausência de especialização por microhabitat (topografia, drenagem e altura do dossel) nas espécies de dossel, exceto para *E. precatória* e *O. bataua*, que ocorreram nas partes mais altas do terreno. Interessante notar que essas duas espécies apresentaram padrões antagônicos de resposta à espessura da liteira no presente estudo.

As espécies que não atingem o dossel estiveram distribuídas ao longo do gradiente de liteira de acordo com o seu porte. Espécies de médio porte aumentaram em abundância conforme o aumento na espessura de liteira (exceto por *A. murumuru* var *ferrugineum*), e espécies de pequeno porte (exceto *B. hirta*) foram muito mais abundantes nas menores espessuras de liteira. Os frutos das espécies de grande e médio porte são facilmente visualizados pela fauna de chão e é possível que a maior probabilidade de estabelecimento

dessas espécies em locais com liteira mais espessa (Cintra, 1997) resulte no padrão observado para as espécies de médio porte. A maior abundância de *B. hirta* nas maiores espessuras de liteira pode ser entendida como mais uma evidência para essa hipótese, pois frutos dessa espécie ocorrem próximos ao chão e maiores quantidades de liteira podem encobri-los, dificultando a sua detecção por predadores, como por exemplo, roedores. Por outro lado, plântulas de espécies com sementes pequenas (p. ex. *Geonoma*) podem ter dificuldade em penetrar em densas camadas de folhas e serem particularmente susceptíveis ao soterramento pela liteira (Svenning 2001).

O porte da planta parece indiretamente determinar a resposta da espécie ao gradiente de liteira. Como consequência, em parcelas com maiores espessuras de liteira foram encontradas mais plantas de maior porte. Desta forma, a liteira deve afetar não somente a substituição de espécies de palmeiras entre locais, mas também a estrutura florestal. Diversos grupos de plantas e animais respondem às variações na estrutura florestal e, por esse motivo, é possível que a resposta das palmeiras ao gradiente de liteira possa afetar padrões de outras espécies.

#### 4.4. Correspondência entre padrões de jovens e adultos

A comunidade baseada na composição de jovens e adultos respondeu de maneira diferente as condições de solo e liteira, mas isso não significa que indivíduos da mesma espécie apresentaram respostas diferentes quando jovens ou adultos, conforme pode ser evidenciado pelos resultados dos testes de restrição ambiental (ver Apêndices B e C). É possível que a resposta da comunidade tenha sido diferente de acordo com a fase considerada porque a importância relativa de cada espécie para os padrões da comunidade mude ao longo do seu desenvolvimento.

A espessura da liteira esteve relacionada com a composição quantitativa de jovens e adultos. A maioria das hipóteses sobre efeito de liteira diz respeito ao estabelecimento inicial da planta, no entanto, o efeito de liteira pôde também ser observado em fases mais adiantadas do desenvolvimento da planta. A composição qualitativa de jovens também esteve relacionada com as condições de liteira em meso-escala demonstrando o papel fundamental desse fator para o estabelecimento da planta em curto prazo, porém a composição qualitativa de adultos não apresentou correlação com a variação nas condições desse fator. O efeito da liteira pode durar muitos anos (Xiong & Nilsson, 1999) e é possível que o efeito da liteira sobre a composição de espécies no passado tenha reflexo sobre a composição de espécies mesmo depois que o efeito tenha se extinguido.

#### *4.5. Restrição ambiental*

Nesse trabalho, consideramos que todas as espécies têm a mesma habilidade de dispersão na escala estudada e que as diferenças observadas entre parcelas advêm da resposta da comunidade a gradientes ambientais. O efeito de massa, ou seja, o estabelecimento de espécies em locais onde não podem manter populações viáveis, pode aumentar a extensão de distribuição/ocorrência de uma espécie ao longo de um gradiente ambiental (Shmida & Wilson, 1985). Se o efeito de uma característica ambiental pode ser observado somente sobre os adultos da espécie, então jovens poderão ocorrer ao longo de todo gradiente e adultos serão mais restritos. Os resultados desse trabalho não estão de acordo com esse cenário, pois amplitude de ocupação dos gradientes ambientais estudados foi semelhante para jovens e adultos.

Em gradientes ambientais sutis a maioria das condições ambientais pode estar dentro do limite de tolerância das espécie. Nesse caso, o efeito de massa seria menos proeminente, pois as espécies poderiam manter populações viáveis na maior parte do gradiente. Gradientes de solo foram bastante estreitos na área de estudo e possivelmente por isso não foi observada restrição ambiental diferencial entre jovens e adultos. O gradiente de espessura de liteira foi amplo, porém como a resposta ao gradiente é mais forte para jovens do que para adultos, dificilmente seria possível observar jovens mais restritos do que adultos nesse gradiente.

## 5. CONCLUSÕES

A composição de espécies de palmeiras foi fortemente afetada pela espessura da liteira, textura e fertilidade do solo em meso-escala, que explicaram até 49 % da variação da composição. Isso está de acordo com a teoria de que processos determinísticos relacionados a condições ambientais das florestas de terra firme estão envolvidos na estruturação de comunidades em meso-escala.

Fatores edáficos diferentes afetaram a ocorrência de jovens e adultos. A fertilidade do solo foi mais importante na determinação da ocorrência de jovens e a textura na de adultos. Para a comunidade como um todo, a textura do solo foi mais importante do que a fertilidade na determinação da ocorrência das espécies em meso-escala, sugerindo que gradientes hidrológicos definidos pela textura do solo sejam importantes fatores estruturadores da comunidade de palmeiras em áreas onde a amplitude de variação de fertilidade é pequena.

O efeito de componentes edáficos sobre a estrutura de comunidades vegetais foi reportado para diferentes grupos de plantas; entretanto, forte efeito da espessura de liteira em meso-escala ainda não havia sido evidenciado. A composição qualitativa de jovens foi afetada pelas condições de liteira em meso-escala demonstrando o papel fundamental desse fator para o estabelecimento das plantas em curto prazo.

Jovens e adultos responderam de maneira diferente às condições de solo e liteira, mas isso não significa que indivíduos da mesma espécie apresentaram respostas diferentes quando jovens ou adultos. A amplitude de ocupação dos gradientes ambientais por jovens foi semelhante a dos adultos, sugerindo que em gradientes ambientais estreitos o efeito de massa pode ser menos evidente.

Existe uma relação positiva entre o tamanho dos indivíduos de uma espécie e a sua resposta ao gradiente de espessura de liteira. Em maiores espessuras de liteira, foram observadas comunidades de palmeiras mais altas, sugerindo que a quantidade de liteira afeta não só a composição de espécies como também a estrutura florestal. A espessura da liteira pode apresentar efeitos diretos e indiretos sobre a distribuição de espécies, composição da comunidade e estrutura da floresta e, por isso, é possível que influencie outros grupos de plantas ou animais na área de estudo.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Benitez-Malvido, J. 1999. Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica*, 31(4): 598-606.
- Brasil. 1978. *Projeto RADAMBRASIL*. Folha SB.20 Purus; geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra (ed Mineral, D.N.P.), Vol. 17. p. 566.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43: 234-241.
- Cintra, R.; Terborgh, J. 2000. Forest microspacial 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. 1997. Leaf Litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 709-725.
- Cintra, R.; Ximenes, A. D. 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.
- Clark, D.A.; Clark, D.B.; Sandoval, R.M.; Castro Vinicio, M.C. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*, 76: 2581-2594.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Read, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86: 101-112.
- 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.
- Costa, F. R. C. 2006. Mesoscale gradients of herb richness and abundance in Central Amazonia. *Biotropica*, 38(6): 711-717.
- Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E.; Luizão, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93: 863-878.

- Davies, S. J.; Palmiotto, P. A.; Ashton, P. S.; Lee, H. S. & LaFrankie, J. V. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology*, 86:662–673.
- Duivenvoorden, J. F.; Svenning, J-C. & Wright, S. J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science*, 295: 636-637.
- Facelli, J. M. & Pickett, S.T. A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, 57: 1-32.
- Faith, D.P., Minchin, P.R. & Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*. 69: 57-68.
- Garcia-Guzman, G. & Benitez-Malvido, J. 2003. Effect of litter on the incidence of leaf-fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigens*. *Journal of Tropical Ecology*, 19:171–177.
- Gentry, A.H.1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.
- Gilman, L. N.; Wright, S. D. & Ogden, J. 2003 Response of forest tree seedlings to simulated litterfall damage. *Plant Ecology*, 169: 53–60.
- Henderson, A. 1995. *The Palms of Amazon*. Oxford University Press, New York. 361p.
- Henderson, A. 2000. *Bactris* (Palmae). *Flora Neotropica Monograph*, 79: 1-181p.
- IBGE. 1997. *Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2. ed. 208 p.
- Jones, M. M.; Tuomisto, H; Clark, D. B. & Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94: 181–195.
- Kahn, F & Castro, A. 1985. The Palm Community in a Forest of Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17(3): 210-216

- Kahn, F. & de Granville J.-J. 1992. *Palms in Forest Ecosystems of Amazonia* (Ecological Studies 95). Springer-Verlag, Berlin.
- Kahn, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. *Experientia*, 43: 251–259.
- Kinupp, V. F. & Magnusson, W. E. 2005. Spatial patterns in the understorey shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 1-12.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam. 870 p.
- Magnusson, W.E.; Lima, A.P.; Luizão, R.C.; Luizão, F.J.; Costa, F.R.C.; Castilho, C.V.; Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: uma modificação do método de Gentry para inventários de biodiversidade em sítios para pesquisa ecológica de longa duração. *Biota Neotropica*, 5(2):1-6.
- McCune, B. & Grace, J.B. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, USA. 300p.
- McCune, B.; Mefford, M.J. 1999. PC-ORD. *Multivariate analysis of ecological data*. MjM software, USA.
- Molofsky, J.; Augspurger, C.K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, 73 (1): 68-77.
- Nelson, W.L.; Mehlich, A.; Winters, E. 1953. The development, evaluation and use of soil tests for phosphorus availability. In: Pierre, W.H., Norman, A.F. (Eds.). *Soil and Fertilizers, Phosphorus in Crop Nutrition. Aponany Monographs*. Academic Press, New York, p. 153–188.
- Normand, S.; Vormisto, J.; Svenning, J.-C.; Grández, C. & Balslev, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology*, 186: 161-176.
- Poulsen, A. D., Tuomisto, H. & Baslev, H. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica*, 38: 468- 478.

- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist*, 111: 376-381.
- Rossetti, D. F., Toledo, P. M. de & Góes, A. M.. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quaternary Research*, 63: 78-89.
- Ruokolainen, K. & Vormisto, J. 2000. The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalist. *Basic and Applied Ecology*, 1: 97-108.
- Russo, S. E.; Davies, S. J.; King, D. A. & Tan, S. 2005 Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 93: 879–889.
- Sayer, E. J. 2005. Using experimental manipulation to access the role of leaf litter in functioning of forest ecosystems. *Biological reviews*, 81(1): 1-31.
- Scariot, A. 2000. Seedling mortality by physical damage in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 32(4): 662-669.
- Shmida, A. & Wilson, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12(1): 1-20.
- Silvertown, J.; Dodd, M. E.; Gowing, D. J. G.; Mountford, J.O. 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, 400: 61- 63.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 79: 23-30.
- Sombroek, W.G. 2000. Amazon land forms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica*. 30: 81–100.
- Steinitz, O.; Heller, J.; Tsoar, A. Roten, D. & Kadmon, R. 2006. Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, 33: 1044–1054.
- Svenning, J.-C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*, 87: 55-65.

- Svenning, J.-C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, 67 (1): 1-53.
- Sydes, C. & Grime, P. J. 1981. Effects of Tree Leaf Litter on Herbaceous Vegetation in Deciduous Woodland: I. Field Investigations. *Journal of Ecology*, 69(1): 237-248.
- ter Steege, H.; Pitman, N.; Philips, O.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; Molino, J.-F.; Prevoist, M.-F.; Spichiger, R.; Castellanos, H.; Von Hildebrand, P.; Vasquez, R. 2006. Continental scale patterns of canopy trees composition and function across Amazonia. *Nature*, 443(7110): 444-447.
- Tuomisto, H. & Poulsen, A. D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science*, 11:383–396.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. 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*, 299: 241-244.
- Vásquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A.; Rincón, E.; Sánchez-Coronado, M. E.; Huante, P., Toledo, J. R. & Barradas, V. L. 1990. Light beneath litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71:1952-1958.
- Vormisto, J. 2002. Palms as rainforest resources: how evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? *Biodiversity and Conservation*, 11: 1025–1045.
- 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.; Tuomisto, H.; Oksanen, J. 2004a. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science*, 15: 485-494.
- Vormisto, J.; Svenning, J.-C.; Hall, P.; Balslev, H. 2004b. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in *terra firme* forests in western Amazon basin. *Journal of Ecology*, 92: 577-588.

- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3:385–397.
- Wilkinson, L. 1998. *Systat: the system for statistics*. SYSTAT Inc., Evanston, Illinois.
- Wood, T. E.; Lawrence, D. & Clark, D. 2006. Determinants of leaf litter nutrients cycling in a tropical rain forest: soil fertility versus topography. *Ecosystems*, 9: 700-710.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R.; Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro. 123p.
- Xiong, S & Nilsson, C. 1999. The effect of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87: 984-994.

## **APÊNDICES**

Apêndice A: Resultados dos testes de restrição ambiental ao longo dos gradientes de espessura de liteira, teor de silte e soma de cátions trocáveis. O desvio padrão observado dos valores das variáveis ambientais das parcelas ocupadas por cada espécie (DP observado) foi comparado com 100 desvios padrão das variáveis ambientais calculados para a frequência de cada espécie para gerar as probabilidades (p) mostradas nas últimas colunas. Valores marcados com asterisco (\*) foram significativos ( $p < 0,05$ ). Espécies que ocorreram em todas as parcelas ou em menos de três parcelas foram excluídas dessa análise.

Espécie	DP observado			p		
	Liteira	Silte	Cátions	Liteira	Silte	Cátions
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	4,0	11,3	0,08	0,840	0,880	0,210
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G. Mey.	4,5	10,9	0,07	0,970	0,620	0,240
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	3,9	10,4	0,09	0,680	0,280	1,000
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	3,8	10,4	0,09	0,540	0,270	0,970
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	4,0	10,4	0,11	0,640	0,390	0,930
<i>Attalea speciosa</i> Mart.	3,5	9,2	0,11	0,040	0,150	0,900
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.	3,9	10,7	0,10	0,650	0,730	0,930
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr.	4,0	11,7	0,05	0,720	0,840	0,030
<i>Bactris aubletiana</i> Trail	4,4	8,6	0,12	0,940	0,130	0,940
<i>Bactris balanophora</i> Spruce	4,1	11,6	0,07	0,880	0,880	0,190
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr.	3,5	8,3	0,11	0,290	0,110	0,740
<i>Bactris gastoniana</i> Barb. Rodr.	3,4	9,3	0,10	0,350	0,500	0,730
<i>Bactris hirta</i> Mart.	3,8	10,9	0,09	0,400	0,900	1,000
<i>Bactris maraja</i> Mart.	4,0	9,5	0,09	0,820	0,120	0,450
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	3,0	11,2	0,05	0,160	0,760	0,100
<i>Bactris syagroides</i> Barb. Rodr. & Trail	4,2	8,7	0,08	0,950	0,050	0,200
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	3,7	11,1	0,09	0,480	0,750	0,640
<i>Euterpe precatória</i> Mart.	3,7	10,4	0,08	0,260	0,390	0,170
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	4,0	11,1	0,08	0,630	0,710	0,370
<i>Geonoma macrostachys</i> Mart.	3,8	9,5	0,07	0,490	0,390	0,370
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>chelidonura</i> (Mart.) Hend.	3,2	12,8	0,06	0,040	0,990	<b>0,020*</b>
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>maxima</i> (Mart.)	3,3	8,7	0,11	0,190	0,140	0,780
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>spixiana</i> (Mart.) Hend.	4,9	10,2	0,05	0,940	0,580	0,080
<i>Geonoma oligoclona</i> Trail	4,1	10,2	0,07	0,850	0,310	0,100
<i>Iriartella setigera</i> Mart.	3,8	10,5	0,08	0,620	0,440	0,100
<i>Lepidocaryum tenue</i> Mart.	3,9	10,3	0,09	0,970	0,230	1,000
<i>Mauritiella armata</i> (Mart) Burret	3,8	12,2	0,08	0,540	0,990	0,200
<i>Mauritia carana</i> Wallace	3,4	9,1	0,03	0,370	0,440	0,300
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	3,8	9,9	0,09	0,410	0,400	0,940
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	3,8	10,3	0,10	0,380	0,340	0,920

Apêndice B: Resultados dos testes de restrição ambiental para adultos ao longo dos gradientes de espessura de liteira, teor de silte e soma de cátions trocáveis. O desvio padrão observado dos valores das variáveis ambientais das parcelas ocupadas por cada espécie (DP observado) foi comparado com 100 desvios padrão das variáveis ambientais calculados para a frequência de cada espécie para gerar as probabilidades (p) mostradas nas últimas colunas. Valores marcados com asterisco (\*) foram significativos ( $p < 0,05$ ). Espécies que ocorreram em todas as parcelas ou em menos de três parcelas foram excluídas dessa análise.

Espécie	DP observado			p		
	Liteira	Silte	Cátions	Liteira	Silte	Cátions
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	4,3	6,2	0,11	0,790	<b>0,000*</b>	0,910
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G. Mey.	4,4	11,3	0,05	0,640	0,760	0,060
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	3,7	10,7	0,09	0,120	0,780	0,160
<i>Astrocaryum murumuru</i> (Mart.)	4,4	11,1	0,06	0,990	0,720	0,130
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	4,1	11,0	0,08	0,900	0,710	0,280
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	4,2	8,5	0,05	0,720	0,120	<b>0,020*</b>
<i>Attalea speciosa</i> Mart.	3,1	8,4	0,05	0,210	0,210	0,060
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.	3,7	10,7	0,08	0,300	0,630	0,190
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr.	4,0	5,5	0,13	0,630	0,040	0,960
<i>Bactris aubletiana</i> Trail	2,6	13,6	0,10	0,130	0,920	0,720
<i>Bactris balanophora</i> Spruce	3,9	9,8	0,08	0,480	0,320	0,350
<i>Bactris hirta</i> Mart.	3,8	10,4	0,10	0,630	0,420	0,700
<i>Bactris maraja</i> Mart.	4,1	11,2	0,11	0,650	0,740	0,140
<i>Bactris oligocarpa</i> Barb. Rodr. & Trail	4,0	11,1	0,09	0,720	0,680	0,440
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	4,6	10,6	0,12	0,870	0,660	0,790
<i>Bactris syagroides</i> Barb. Rodr. & Trail	3,9	11,9	0,10	0,630	0,890	0,790
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	4,0	10,9	0,09	0,840	0,650	0,650
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	3,8	5,3	0,07	0,200	0,040	0,350
<i>Geonoma macrostachys</i> Mart.	4,9	8,2	0,06	0,900	0,220	0,220
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>maxima</i> (Mart.)	2,3	10,5	0,14	0,260	0,700	0,880
<i>Geonoma oligoclona</i> Trail	4,9	12,7	0,07	0,940	0,900	0,360
<i>Iriartella setigera</i> Mart.	3,6	10,4	0,07	0,340	0,540	0,160
<i>Lepidocaryum tenue</i> Mart.	4,0	10,9	0,09	0,960	0,940	0,990
<i>Mauritia carana</i> Wallace	4,8	7,4	0,06	0,680	0,400	0,270
<i>Mauritiella armata</i> (Mart) Burret	3,3	6,7	0,10	0,160	<b>0,000*</b>	0,660
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	3,6	9,0	0,11	0,220	0,100	0,900
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	4,5	9,4	0,09	1,000	0,110	0,650
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	3,6	9,4	0,09	0,270	0,150	0,360

Apêndice C: Resultados dos testes de restrição ambiental para juvems ao longo dos gradientes de espessura de liteira, teor de silte e soma de cátions trocáveis. O desvio padrão observado dos valores das variáveis ambientais das parcelas ocupadas por cada espécie (DP observado) foi comparado com 100 desvios padrão das variáveis ambientais calculados para a frequência de cada espécie para gerar as probabilidades (p) mostradas nas últimas colunas. Valores marcados com asterisco (\*) foram significativos ( $p < 0,05$ ). Espécies que ocorreram em todas as parcelas ou em menos de três parcelas foram excluídas dessa análise.

Espécie	DP observado			p		
	Liteira	Silte	Cátions	Liteira	Silte	Cátions
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	3,4	11,8	0,099	0,110	0,870	0,790
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G. Mey.	1,4	14,2	0,062	<b>0,000*</b>	0,960	0,300
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	3,8	10,7	0,091	0,350	0,630	0,330
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	3,8	10,5	0,088	0,500	0,560	<b>0,040*</b>
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	4,1	10,5	0,069	0,780	0,450	0,150
<i>Attalea speciosa</i> Mart.	4,0	8,7	0,067	0,720	0,070	0,100
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.	3,8	10,1	0,092	0,650	0,170	0,460
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr.	3,7	10,6	0,058	0,380	0,590	0,090
<i>Bactris aubletiana</i> Trail	3,1	12,6	0,101	0,140	0,890	0,600
<i>Bactris balanophora</i> Spruce	3,9	10,2	0,064	0,590	0,450	0,120
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr.	2,3	9,8	0,052	0,070	0,480	0,150
<i>Bactris hirta</i> Mart.	4,0	9,4	0,090	0,870	0,070	0,520
<i>Bactris maraja</i> Mart.	3,5	11,7	0,096	0,150	0,850	0,670
<i>Bactris oligocarpa</i> Barb. Rodr. & Trail	3,5	9,4	0,122	0,420	0,420	0,890
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	4,4	9,0	0,102	0,760	0,400	0,730
<i>Bactris syagroides</i> Barb. Rodr. & Trail	3,6	11,1	0,091	0,360	0,680	0,490
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	2,9	7,2	0,027	0,250	0,390	0,070
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	3,8	10,4	0,085	0,360	0,280	0,270
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	3,1	10,4	0,057	0,210	0,540	0,140
<i>Geonoma macrostachys</i> Mart.	4,3	8,0	0,082	0,730	0,180	0,540
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>chelidonura</i> (Mart.) Hend.	3,4	10,2	0,065	0,100	0,340	0,060
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>maxima</i> (Mart.)	2,8	8,9	0,119	0,070	0,140	0,920
<i>Geonoma maxima</i> (Poit.) var <i>spixiana</i> (Mart.) Hend.	3,2	16,4	0,067	0,300	0,980	0,400
<i>Geonoma oligoclona</i> Trail	4,4	11,0	0,073	0,980	0,630	0,190
<i>Iriartella setigera</i> Mart.	3,7	9,8	0,086	0,420	0,170	0,340
<i>Mauritiella armata</i> (Mart) Burret	3,1	15,2	0,033	0,250	0,940	0,060
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	4,0	9,6	0,097	0,890	0,300	0,810
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	3,9	10,0	0,093	0,850	0,850	0,990
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	3,9	10,1	0,098	0,710	0,860	0,790
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H Wendl.	3,8	11,1	0,091	0,610	0,800	0,460