

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

**DISTRIBUIÇÃO E ABUNDÂNCIA DE ARBUSTOS DO GÊNERO *PIPER*
(PIPERACEAE), NA RESERVA FLORESTAL ADOLPHO DUCKE – MANAUS,
AMAZONAS – BRASIL**

Ana Raquel de Mesquita Garcia

**Dissertação submetida ao
Programa Pós-Graduação em
Ecologia, como parte dos
requisitos para a obtenção do
título de Mestre em Biologia
(Ecologia).**

**MANAUS – AM
2005**

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

**DISTRIBUIÇÃO E ABUNDÂNCIA DE ARBUSTOS DO GÊNERO *PIPER*
(PIPERACEAE), NA RESERVA FLORESTAL ADOLPHO DUCKE – MANAUS,
AMAZONAS – BRASIL**

Ana Raquel de Mesquita Garcia

Orientadora: Dra. Flávia Regina Capellotto Costa

**Dissertação submetida ao
Programa Pós-Graduação em
Ecologia, como parte dos
requisitos para a obtenção do
título de Mestre em Biologia
(Ecologia).**

**MANAUS – AM
2005**

Relação da Banca Julgadora

William Magnusson – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA/CPEC

(aprovada)

Bruce Walker Nelson – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA/CPEC

(aprovada)

Renato Cintra – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA/CPEC

(aprovada)

Veridiana Scudeller – Centro Universitário Luterano de Manaus - ULBRA-MAO

(aprovada)

Gislene Ganade – UNISINOS-RS

(aprovada)

Ficha Catalográfica:

Garcia, Ana Raquel de Mesquita

Distribuição e Abundância de Arbustos do gênero *Piper* (PIPERACEAE) na Reserva Florestal Adolpho Ducke – Manaus, Amazonas – Brasil./ Garcia, A. R. M. – Manaus, 2005.

50 p.: 12ils.

Dissertação (Mestrado) – INPA/UFAM,

Orientadora: Flávia Regina Capellotto Costa

Área de Concentração: Ecologia

1.PIPERACEAE; 2. *Piper*; 3. Distribuição e abundância de plantas arbustivas; 4. Ecologia vegetal; 5. Reserva Florestal Adolpho Ducke.

Sinopse:

Este estudo foi realizado para avaliar a influência dos efeitos de declividade (altitude e inclinação), granulometria do solo, bacias de drenagem e percentual de incidência direta de luz na estrutura de comunidades de *Piper* (PIPERACEAE) na Reserva Florestal Adolpho Ducke no período de março de 2003 até agosto de 2005.

Palavras-chave: PIPERACEAE; *Piper*; Distribuição e abundância de plantas arbustivas; Ecologia vegetal; Reserva Florestal Adolpho Ducke.

“Queremos saber, queremos viver,
Confiantes no futuro
Por isso se faz necessário
Prever qual o itinerário da ilusão
A ilusão do poder
Pois, se foi permitido ao homem
Tantas coisas conhecer
É melhor que todos saibam o que pode acontecer
Queremos saber,
Todos queremos saber”

Gilberto Gil

Dedico esta dissertação aos meus pais
e à minha filha Clara Garcia Catarino.

Agradecimentos

Neste momento é difícil agradecer a todas as pessoas que participaram desta longa e desafiadora caminhada de mestrado...

Agradeço em primeiro lugar à Maria, que sempre veio em meu auxílio através de idéias e pensamentos, através de pessoas ou de proteção silenciosa, que várias vezes julguei como abandono. Pela doação de forças quando já não me julgava capaz de prosseguir, pelo alento depois das explosões de revolta e cansaço; pela proteção constante de Clara, que tão cedo teve de aprender a superar obstáculos do mundo com coragem e força. Agradeço então à minha filha, motivo de minha persistência, de meu crescimento pessoal, de minha alegria, de minha vontade de vida.

Tantas pessoas para agradecer... À Tia Jô, amiga, mãe, filha e irmã emprestada, que tantas vezes sacrificou seu tempo com seus filhos, sua família e seu lazer para cuidar de Clara e dos afazeres domésticos com serena dedicação e boa vontade.

Ao Michel, por compartilhar inúmeros momentos difíceis e pelo apoio incondicional durante todo o tempo de estudos.

À minha corajosa mãe e ao meu pai querido pelo eterno incentivo pela busca do conhecimento e da solidariedade humana.

Às minhas irmãs, Lilica, Lulu, Caroli, Gugu e Ana Flávia, pela força, pela eterna amizade, pelas palhaçadas e pelo apoio de sempre. Ao meu padrasto Zé pelos santinhos, à minha sobrinha Ana Terra pelos desenhos.

Aos amigos queridos Márcia, Carol, Carlinha, Óleo, Nete, Santiago, Carlão, Dani, Arnaldo, Jaca, Lu, Dona Verônica, Adrica, Lili, Carlos peruca, Fabi, Fernando, Milton, Jorge, Tahisa, Alex, Sylvia e Débora, pela força, pela amizade e pelos bons momentos.

À minha orientadora Flávia Costa pelo constante apoio, paciência, disponibilidade, profissionalismo e por tudo que me ensinou.

Ao Dr. Jaime e a todos que cruzaram meu caminho de alguma forma e que deixaram um pouco de si mesmos no meu coração!!

Às pessoas que participaram de alguma forma do meu trabalho de campo, Marlison, Débora, Anselmo e Saci.

Ao José Eduardo, pela disponibilidade do laboratório de taxonomia vegetal, e pela troca de idéias. À Dora, ao Ricardo, à Fátima, e ao Daniel pela receptividade.

Às pessoas do herbário, Rose, Chicon e Nori.

Agradeço mais uma vez à minha orientadora, Flávia Costa, ao CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e ao INPA – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Resumo

A estrutura da comunidade de arbustos do gênero Piper (PIPERACEAE) foi estudada em 68 parcelas na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) em Manaus – AM, Brasil. Para determinar os padrões na composição da comunidade, os dados foram ordenados indiretamente com o Escalonamento Não-métrico Multidimensional (NMDS). O percentual de variância explicado pela ordenação em duas dimensões foi de 78,5% para dados de abundância e de 74,6% para dados de presença e ausência. Para determinar quais variáveis ambientais podem ter gerado os padrões, as espécies foram ordenadas diretamente contra os gradientes de declividade do terreno (altitude e inclinação), percentual de argila no solo, percentual de clareiras e bacias de drenagem (água clara e água preta) através de análises de variância (MANCOVA). Foram identificadas 22 espécies e uma morfoespécie em um total de 3.440 indivíduos numerados. A estrutura da comunidade é afetada significativamente pelo percentual de argila no solo, pela altitude e pela inclinação do terreno. As comunidades da drenagem oeste são mais fortemente afetadas pelo percentual de argila no solo do que as da drenagem leste, para dados quantitativos e qualitativos.

Abstract

“Distribution and abundance of shrubs the genus *Piper* (Piperaceae), Forest Reserve Adolpho Ducke - Manaus, Amazonas – Brazil”

I studied the structure of communities the genus *Piper* (PIPERACEAE) in 68 study plots in Reserva Florestal Adolpho Ducke in Manaus, Amazonas, Brazil. To analyze the community composition, I ordinated the data indirectly using non-parametric multidimensional scaling (NMDS). The ordination resulted in two axes that explained 78.5% of the variation in abundance data and 74.6% of the variation in presence/absence data. To discover what environmental variables may have generated these patterns, I tested the relationships between inclination, percent clay content, percent area occupied by clearings, and type of drainage basin (clear or black water), in two axes of the ordination using analysis of variance (MANCOVA). I identified 22 species and one morphospecies of *Piper* in my study plots, from a total of 3,440 numbered individuals. The community structure was significantly affected by soil clay content, altitude and inclination of the terrain. The community on the western side was more strongly affected by soil clay content than the eastern side, for both quantitative and qualitative data.

Sumário

Agradecimentos	v
Resumo	vii
Abstract	viii
Lista de Tabelas	x
Lista de Figuras	xi
Introdução	1
Grupo de Estudo	4
Objetivos	5
<u>Objetivo Geral</u>	5
<u>Objetivos específicos</u>	5
Métodos	6
<u>Área de Estudo</u>	6
<u>Delineamento amostral</u>	9
<u>Coleta de dados</u>	9
Inventário de <i>Piper</i>	9
Identificação das espécies	10
Dados de solo e topografia (altitude e inclinação do terreno).....	10
<u>Análise dos dados</u>	11
Resultados	12
<u>Dados quantitativos</u>	12
<u>Dados qualitativos</u>	20
Discussão	25
Conclusão	31
Referências Bibliográficas	33

Lista de Tabelas

Tabela 1. Espécies e número de indivíduos de <i>Piper</i> encontrados na Reserva Ducke.	13
Tabela 2 - Frequência de espécies de <i>Piper</i> nas 68 parcelas amostradas na Reserva Ducke	20

Lista de Figuras

Figura 1: Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus - AM.....	6
Figura 2: Mapa de relevo e hidrografia da Reserva Ducke mostrando o sistema de trilhas. Modificado de Ribeiro <i>et al.</i> 1999.....	8
Figura 3: Influência da Inclinação do terreno sobre a composição da comunidade de Piper (a); Influência do percentual de argila no solo sobre a composição da comunidade de Piper (b).	15
Figura 4: Efeito simultâneo de inclinação e percentual de argila no solo sobre a composição das espécies de <i>Piper</i>	16
Figura 5: Interação entre drenagem e percentual de argila sobre a composição das espécies de <i>Piper</i>	17
Figura 6: Abundância relativa de cada espécie de <i>Piper</i> em relação à inclinação do terreno.	18
Figura 7: Abundância relativa de cada espécie de <i>Piper</i> em relação ao percentual de argila do solo.	19
Figura 8. Efeito da Inclinação do terreno sobre a comunidade de <i>Piper</i> (a); Efeito do percentual de argila no solo sobre a comunidade de <i>Piper</i> (b)	22
Figura 9: Efeito simultâneo de inclinação e porcentagem de argila sobre a comunidade de <i>Piper</i>	23
Figura 10: Distribuição das parcelas entre as drenagens leste (L) e oeste (O) ao longo do gradiente percentual de argila no solo.	24

Introdução

Ainda são desconhecidas as principais razões responsáveis pela enorme diversidade de plantas na planície amazônica. Além da disponibilidade de recursos essenciais em escala local, como luz, água e nutrientes, as interações biológicas, a limitação de dispersão, as diferenças na composição florística entre áreas (diversidade beta) e os processos históricos naturais são importantes fatores responsáveis pela atual configuração espacial das comunidades de plantas amazônicas (Tuomisto *et al.* 2003a). A compreensão deste conjunto de efeitos, bem como de sua atuação em áreas exploradas e inexploradas pode fornecer valiosas informações práticas para o manejo e a conservação de áreas florestadas tropicais.

A diversidade local ou alfa, definida como o número de espécies em pequenas áreas de hábitat mais ou menos uniforme (Ricklefs 1996), em florestas tropicais tem sido amplamente documentada, mas a diversidade beta, como a composição de espécies muda frente a diferenças ambientais, tem sido pouco estudada. A definição de hábitat, a área amostrada e a intensidade do processo de amostragem definem a diversidade local e as diferenças na composição de flora e fauna entre locais distintos caracterizam a diversidade beta. Esta talvez seja mais importante do que a diversidade alfa para a conservação na medida em que a composição de espécies influencia a diversidade em escala regional (diversidade gama) (Condit *et al.* 2002).

A luminosidade é um dos fatores mais importantes para a estruturação de comunidades vegetais e a vegetação de sub-bosque está, em geral, adaptada às condições de pouca luz. Entretanto, a distribuição observada das espécies pode ser o resultado da interação entre as necessidades de luz das espécies e a ação de agentes dispersores. Sementes dispersas por pássaros ou outros animais que percorrem grandes distâncias têm mais chance de cair em áreas com maior entrada de luz do que sementes dispersas pelo vento, pelo fato da área de alcance de dispersão ser mais ampla, abrangendo diversos tipos de ambientes, incluindo ambientes de clareiras. Conseqüentemente, as espécies que têm mais necessidade de luz e que, por coincidência, caírem em áreas mais iluminadas terão mais chance de se estabelecer. Isto significa que a luz pode afetar as comunidades

simultaneamente e dinamicamente com outros fatores ambientais como tipo de solo, topografia e drenagem do terreno.

Algumas hipóteses sobre os mecanismos que determinam a beta diversidade têm sido investigadas recentemente. A hipótese da uniformidade (Pitman *et al.* 1999, Pitman *et al.* 2001) diz que as espécies que não são raras na escala de paisagem (que, para árvores são consideradas aquelas representadas por pelo menos um indivíduo por hectare) distribuem-se ao longo de grandes áreas. Isto significa que o sucesso no estabelecimento de uma espécie depende de seu êxito em processos como competição, predação, dispersão ou resistência a parasitas, privilegiando um grupo limitado de espécies competitivamente superior e dominante na floresta. Porém, se a distribuição das espécies fosse de fato uniforme, o grau de similaridade florística entre áreas deveria ser uniformemente alto e independente de distância geográfica entre áreas ou de condições ambientais, o que alguns recentes estudos contrariam (Clark *et al.* 1999, Itoh *et al.* 2003, Tuomisto *et al.* 2003a, Tuomisto *et al.* 2003b.). A topografia, os tipos de solo, a hidrologia e a história geológica são alguns dos fatores ambientais altamente relacionados com a distribuição e a abundância de alguns grupos de plantas, o que enfraquece a hipótese da homogeneidade.

A teoria da neutralidade de Hubbell (Hubbell & Foster 1986) é baseada na igualdade competitiva entre espécies. Os determinantes no recrutamento e estabelecimento das espécies são imigração, extinção e história de dispersão. Então, a manutenção da alta diversidade de espécies de árvores em muitas florestas tropicais, segundo a teoria neutra, ocorre diante de iguais potenciais competitivos, partindo-se do princípio que a composição florística forma-se aleatoriamente e de acordo com a história de dispersão. Esta argumentação não questiona o papel desempenhado pelos fatores bióticos nas comunidades, porém considera que tais influências não são suficientemente fortes para determinar o número de espécies encontradas nas florestas tropicais. Desta forma, espera-se que a distância entre áreas seja o fator mais importante na predição de sua similaridade (Hubbell & Foster, 1986, Condit *et al.* 1996). A teoria não inclui mecanismos pelos quais grupos de plantas convergiram em seus padrões de similaridade florística além do efeito da distância, o que sugere que alguma estrutura determinística independente de distância deve atuar na configuração das comunidades (Tuomisto *et al.* 2003b).

O determinismo ambiental promovendo a distribuição das espécies tem sua base na teoria de nicho e prevê que as espécies ocorrem preferencialmente dentro de uma faixa limitada por suas tolerâncias fisiológicas (Gentry 1988, Tuomisto *et al.* 1995). A distribuição das espécies ao longo de gradientes topográficos e edáficos, entre outros efeitos, evidencia a existência de diferentes nichos ecológicos (Poulsen & Tuomisto 1996, Wright 2002, Clark *et al.* 1999; Tuomisto *et al.* 2003^a, Tuomisto *et al.* 2003b). A influência do ambiente, e não a dispersão, passa a ser decisiva no estabelecimento das espécies vegetais em diferentes ambientes na floresta.

Tuomisto *et al.* (2003b) testaram as três hipóteses no estudo de um transecto de 43 km de extensão em uma floresta não-inundada amazônica ao norte do Peru, com grupos de plantas filogeneticamente distantes (Melastomataceae e pteridófitas). Encontraram padrões de similaridade altamente correlacionados entre os dois grupos e uma diminuição da similaridade florística com o aumento da distância ambiental. A distância florística entre áreas mostrou uma correlação significativa com distância ambiental e com distância geográfica, o que dá suporte à hipótese de que as variações ambientais e a limitação de dispersão afetam a distribuição de espécies. Os resultados deste e de outros estudos tenderam a dar suporte parcial ao modelo de neutralidade associado à hipótese das espécies serem segregadas edaficamente e por outros fatores ambientais como topografia e drenagem do solo (Clark *et al.* 1999, Chauvel *et al.* 1987, Oliveira & Nelson 2001, Itoh *et al.* 2003, Tuomisto *et al.* 2003a, Vormisto *et al.* 2000; Tuomisto *et al.* 1995, Tuomisto & Ruokolainen 1994).

Neste estudo, pretendo avaliar a distribuição espacial das espécies arbustivas de *Piper* em função das características topográficas, edáficas, de drenagem e luminosidade na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD). Alguns grupos de plantas como samambaias, marantáceas (Costa *et al.* 2005) e rubiáceas do gênero *Psychotria* (Kinupp & Magnusson 2005) já foram estudadas na RFAD e apresentaram diferentes padrões de distribuição. Isto estimula uma investigação de padrões para outras famílias sob as mesmas condições ambientais com o objetivo de descobrir de que forma os diferentes grupos de plantas respondem às influências de fatores físicos e geográficos. Compreender como diferentes comunidades bióticas respondem às variações ambientais é importante no planejamento da conservação. É possível que cada grupo taxonômico responda ao ambiente de forma particular

(Costa *et al.* 2005; Pharo *et al.* 2000), o que tornaria o uso de grupos indicadores inviável. O uso de indicadores no planejamento da conservação é ainda um tema controverso (Lombard *et al.* 2003) e somente a análise dos padrões de distribuição de vários grupos biológicos sobre as mesmas áreas poderá subsidiar decisões mais acertadas.

Grupo de Estudo

A família Piperaceae possui cerca de 8 gêneros e está representada na RFAD por 2 gêneros: *Piper* (aproximadamente 30 espécies) e *Peperomia* (uma espécie). O gênero *Piper* é principalmente arbustivo e muito comum em áreas alteradas, enquanto *Peperomia* é exclusivamente epífita na RFAD, ocorrendo em jardins de formiga. As características da família incluem caule provido de nós, folhas alternas (raramente opostas), verticiladas ou basais, simples, freqüentemente com glândulas contendo óleo aromático; pecíolo com ócrea, geralmente com bainha recobrando o caule, projetando a margem, dando uma idéia de estípula; estípulas presentes, persistentes ou não; lâmina inteira, palmada-lobada ou penínérvea, às vezes lobada na base, glabra ou pilosa. A inflorescência é basicamente uma espiga pedunculada, simples, axilar ou terminal, oposta à folha ou variavelmente arranjada em inflorescências racemosas, espigadas, umbeladas ou paniculadas, mas nunca cimosas. As flores são pequenas, sem perianto, usualmente verdes, freqüentemente esbranquiçadas ou amareladas raramente vermelhas ou mais escuras (Yuncker 1972). Os frutos são drupáceos, carnosos ou secos. A polinização e a dispersão são feitas por morcegos (Fleming 1985) aves (Silva & Oliveira 2000), abelhas (Thomazini & Thomazini 2002) e pelo vento (Ribeiro *et al.* 1999).

Piper é um gênero muito comum em espécies de sub-bosques em áreas de florestas tropicais e, nos neotrópicos está representado por cerca de 1200 espécies (Freedman & Field 1996). A taxonomia do gênero é muito difusa devido às constantes mudanças nos epítetos cuja nomenclatura ainda não fora atualizada, porém comparações interespecíficas por meio de comparação com material herborizado e utilização de guia de identificação (Ribeiro *et al.* 1999; Yuncker, 1966; Yuncker, 1972) facilitaram as identificações.

Mais de 80 % das espécies de árvores e arbustos neotropicais dependem de vertebrados frugívoros para a dispersão de sementes (Rogers & Hartemink 2000). Para *Piper*, morcegos e pássaros são importantes dispersores porque distribuem as espécies pioneiras e espécies primárias (árvores, arbustos, herbáceas e epífitas) conectando fragmentos florestais e mantendo a diversidade de plantas. Contribuem fortemente para a recolonização da vegetação nativa em áreas alteradas de florestas tropicais (Galindo-González *et al.* 2000), através da distância do alcance das sementes e dos mecanismos de dispersão.

Algumas espécies de *Piper* estão sendo estudadas visando à obtenção de óleos essenciais ricos em safrol, substância que com pequenas transformações químicas, pode ser convertida em butóxido de piperonila e heliotropina, compostos utilizados na fabricação de inseticidas biodegradáveis e fragrâncias (Pimentel *et al.* 1998). São utilizadas também na medicina popular, como antimicótico e como condimento (*Piper nigrum*, pimenta-do-reino).

Objetivos

Objetivo Geral

Determinar a distribuição espacial e a abundância de arbustos de *Piper* em função de variações topográficas, edáficas, de bacias de drenagem e de luminosidade na Reserva Florestal Adolpho Ducke para testar a hipótese de que tais fatores influenciam a composição da comunidade de *Piper*.

Objetivos específicos

1) Determinar a importância relativa dos diferentes fatores ambientais - luz, solo, topografia e bacias de drenagem na estruturação da comunidade arbustiva de *Piper*,

2) Determinar o grau de correspondência entre os padrões de distribuição de *Piper* e outros grupos de plantas já estudados na RFAD.

Métodos

Área de Estudo

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), localizada ao noroeste de Manaus, no km 26 da rodovia Manaus - Itacoatiara (AM-010) (02°55'S/59°59'W) (Fig.1). Esta área foi escolhida para realização deste estudo por apresentar representativos ecossistemas da floresta de terra-firme da Amazônia Central, por estar próxima a Manaus e por dispor de base logística mantida pelo INPA e do melhor banco de dados sobre a Flora da Amazônia brasileira após a elaboração do livro "Flora da Reserva Ducke" (Ribeiro *et al.* 1999).

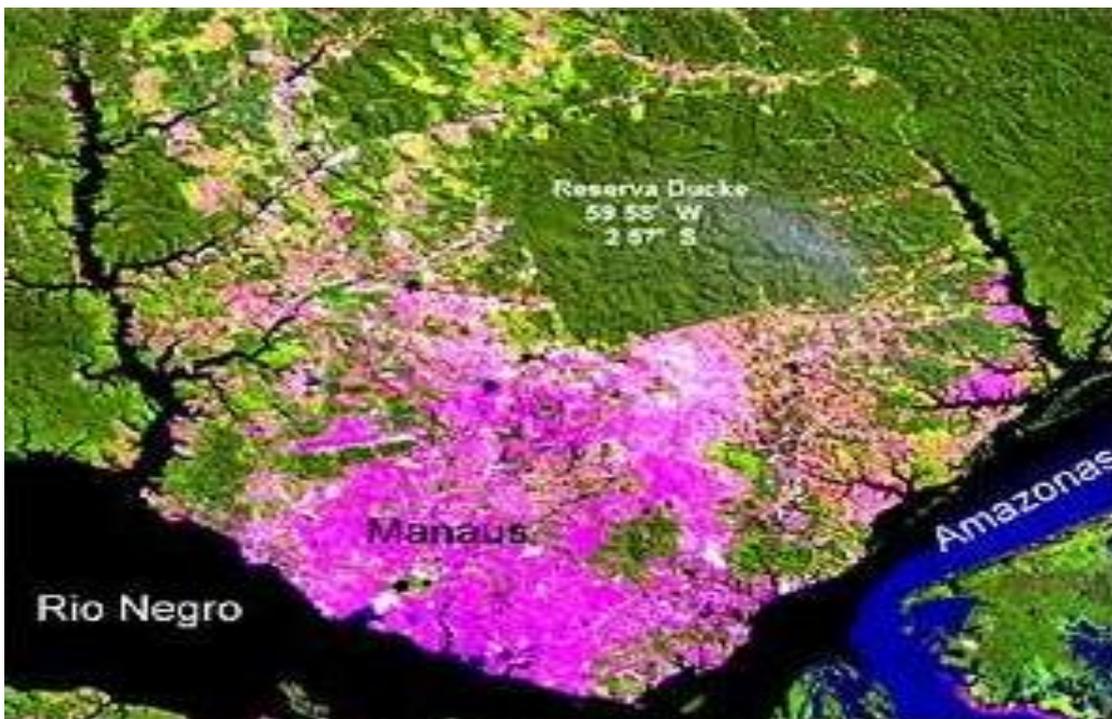


Figura 1: Localização da Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus - AM.
Imagem Landsat 1995 (INPE).Fonte: Ribeiro *et al.* (1999)

Os solos da Amazônia Central, que incluem a área da RFAD, são derivados de depósitos marinhos terciários pobres em nutrientes e ácidos (Bigarella & Ferreira 1985), comprometendo o estabelecimento de algumas espécies vegetais. Entretanto, esta deficiência química nutricional dos solos é compensada pela

camada de serrapilheira acumulada ao longo do tempo e rica em restos orgânicos, que contêm nutrientes essenciais ao estabelecimento e desenvolvimento das espécies vegetais.

A Reserva possui uma área de floresta de 10000 hectares (10 x 10 km), classificada como tropical úmida de terra-firme, de dossel fechado e sub-bosque com pouca luminosidade, caracterizada pela abundância de palmeiras acaules como *Astrocaryum* spp. e *Attalea* spp. A altura média das árvores está compreendida entre 30-37 metros, com indivíduos emergentes que atingem 40-45 metros (Ribeiro *et al.* 1999). A temperatura média local é de 26°C e a precipitação média ocorre entre 2362 mm/ano e 400 mm/ano, com uma curta estação seca (geralmente 3 meses com precipitação mensal < 100 mm) entre julho e setembro e uma estação chuvosa no restante do ano, sendo março e abril os meses de maior precipitação (Marques-Filho *et al.* 1981). O relevo é ondulado com uma amplitude de variação altitudinal de 80 metros entre os platôs originais e as partes mais baixas. Um platô central divide as águas de duas bacias hidrográficas no sentido norte-sul. A oeste desse platô drenam os afluentes do igarapé do Tarumã (Barro Branco, Acará e Bolívia), cuja foz encontra o rio Negro. Para leste drenam os igarapés do Tinga, Uberê e Ipiranga, afluentes do Puraquequara, afluente direto do rio Solimões, a jusante de Manaus. À exceção de um pequeno igarapé poluído que nasce no ambiente urbano na porção sudoeste da RFAD, os demais corpos d'água nascem dentro da área e têm águas limpas, negras ou claras (Ribeiro *et al.* 1999) (Fig. 2).

A vegetação da Reserva é floresta de terra-firme e quatro diferentes tipos de habitats são reconhecidos, além da vegetação secundária das bordas e arredores. A estrutura e a florística dessas formações são baseadas no relevo e tipos de solo (Ribeiro *et al.* 1999), podendo ser grosseiramente categorizados em platô, vertente, campinarana e baixio. Nos platôs, os solos são argilosos (latossolo amarelo-álido) e de sedimentos mais antigos. Nas partes mais baixas, os solos são arenosos (podzóis e areias quartzosas). Nas vertentes, há dificuldade em caracterizar o tipo de solo porque há mais argila nas partes mais altas e mais areia próximo aos baixios, o que forma um gradiente no percentual de argila ao longo da declividade e denomina-se solo argilo-arenoso (Ribeiro *et al.* 1999).

Reserva Ducke: Relevo e Hidrografia

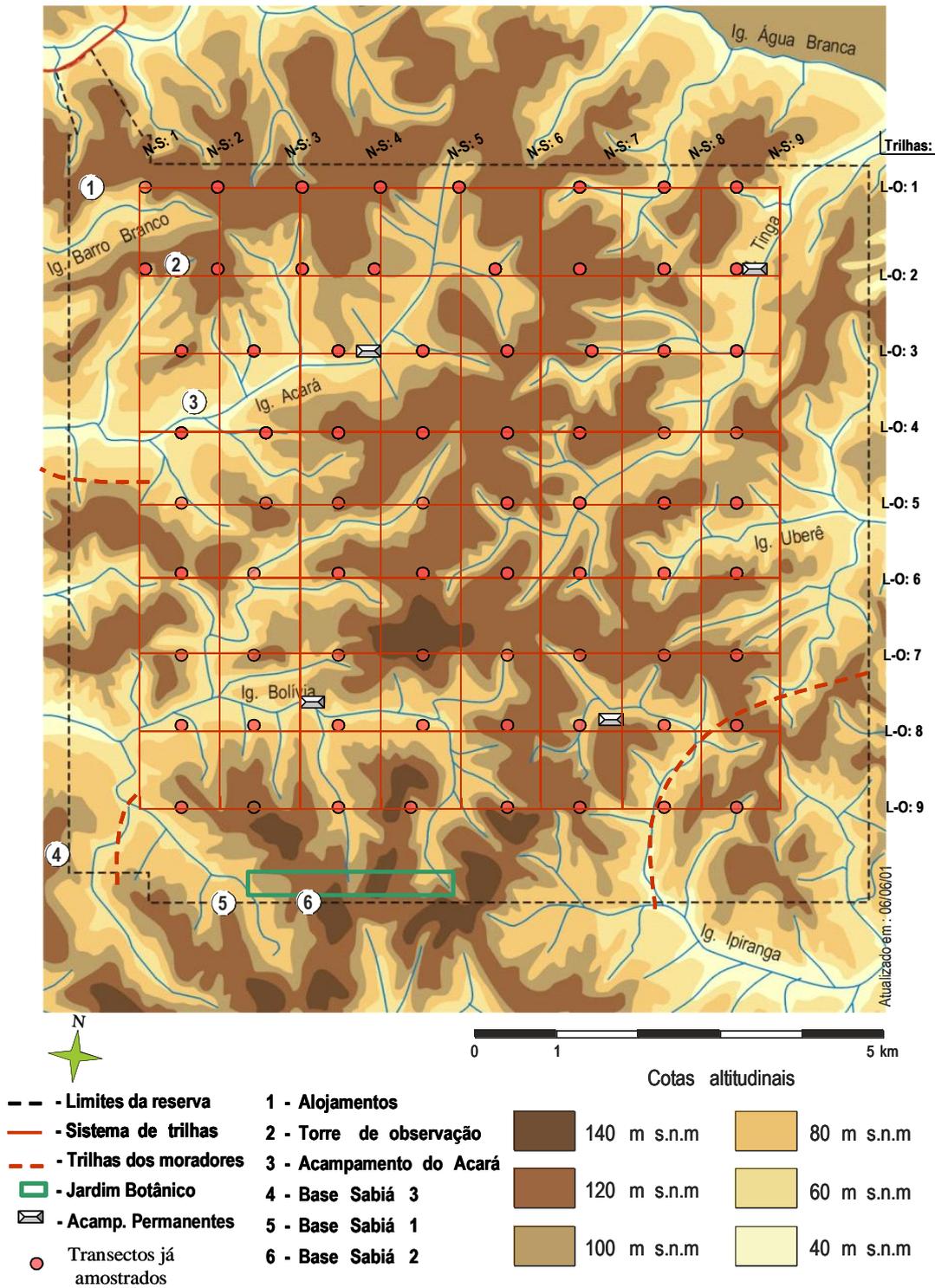


Figura 2: Mapa de relevo e hidrografia da Reserva Ducke mostrando o sistema de trilhas. Modificado de Ribeiro *et al.* 1999.

Delineamento amostral

Em 2000, foi aberto um sistema de trilhas na Reserva Ducke, cobrindo uma área de 64 km², formando uma grade de 18 trilhas de 8 km cada. Uma área tampão de 1 quilômetro de largura foi estabelecida nas bordas da Reserva e, a partir desta área inicia-se o sistema de trilhas. Existem 9 trilhas na direção norte-sul e 9 na direção leste-oeste, delimitando quadrados de 1 km². Ao longo de cada trilha, distantes 1 km uma da outra, delimitou-se 72 parcelas permanentes de 250 m, com marcações a cada 10 metros. Cada uma destas parcelas foi demarcada seguindo as curvas de nível do relevo com o auxílio de um clinômetro, e totalizando 8 transectos por trilha, cobrindo toda a área da Reserva e incluindo grande parte de sua variabilidade edáfica. Desta forma foi possível homogeneizar as características do solo e da topografia dentro de cada parcela, permitindo análises dos efeitos de solo e outras variáveis relacionadas à distribuição da vegetação.

Coleta de dados

- Inventário de *Piper*

O presente estudo foi realizado nas nove trilhas na direção oeste-leste e abrangeu 68 parcelas de 5m x 250m, 2,5m de cada lado da linha central que demarca as parcelas. Em cada uma delas foram contados e identificados todos os caules de *Piper* com no mínimo 0,5m de altura. Foi considerado como um indivíduo todo o caule único e os grupos de caules que apresentavam conexão entre si, representando uma evidência direta de propagação vegetativa.

Amostras de todos os indivíduos foram coletadas e/ou fotografadas com o auxílio de uma câmera digital para identificação e caracterização de morfotipos. Este material foi utilizado para montagem de uma coleção de referência para auxiliar a identificação em campo. Os morfotipos bem definidos foram apenas contados nos transectos, sem necessidade de novas coletas (Gentry & Dodson 1987). Amostras férteis foram coletadas sempre que possível para identificação por comparação no herbário do INPA. A maioria do material botânico coletado foi composto por estruturas vegetativas e utilizado como testemunha quando não foi possível coletar em estado fértil, para a confirmação das identificações.

As coletas de dados foram feitas entre setembro e dezembro de 2004, no período de chuvas.

- Identificação das espécies

Todas as amostras dos indivíduos coletados, após identificação preliminar, foram prensadas, fotografadas, montadas em excicatas e depositadas no herbário do INPA, quando havia material fértil.

As identificações foram realizadas através (1) do guia de campo da Reserva Ducke (Ribeiro *et al.* 1999); (2) por comparação com material herborizado (Herbário do INPA) e (3) de chave de identificação para a família (Yuncker 1972). Para esclarecimentos de dúvidas taxonômicas, excicatas ou imagens digitalizadas deveriam ser enviadas a especialistas da família. Não foi possível até o momento o envio de excicatas ao especialista na família, Professor Ricardo Callejas do Instituto de Biologia da Universidade de Antioquia, Colômbia. No entanto, algumas imagens digitalizadas foram enviadas via internet, confirmando a identificação de três espécies. As outras espécies do gênero, todas de difícil distinção através de imagens, serão encaminhadas na forma de excicatas como intercâmbio entre herbários.

- Dados de solo e topografia (altitude e inclinação do terreno)

A altitude foi medida em toda a grade de trilhas da Reserva em pontos a cada 100m com o uso de teodolito. Esse serviço foi terceirizado e realizado por topógrafos da Empresa Andrade Construção & Comércio com sede em Manaus. As medidas de inclinação do terreno foram tomadas com o uso de um clinômetro em seis pontos em cada parcela distantes 50m ao longo de seu maior eixo. As medidas de inclinação foram realizadas por Albertina Lima e Carolina Castilho (CPEC/INPA). A partir destes dados foram calculadas as inclinações médias de cada transecto.

As amostras de solo foram coletadas em seis pontos, distantes 50m entre si, ao longo do maior eixo das parcelas. Em cada ponto, uma amostra de solo superficial (0-5 cm) foi coletada. As seis amostras foram misturadas, originando uma amostra composta por parcela. As características físicas (granulometria do solo) das

amostras foram analisadas no Laboratório Temático de Solos e Plantas (INPA). Para este estudo, somente utilizou-se o percentual de argila para representar o gradiente de textura do solo. Quanto maior seu percentual, menor será o percentual de areia. A porcentagem de silte nas amostras de solos da América Central é muito pequena se comparada às outras frações e por esta razão não foi incluída nas análises.

Análise dos dados

A composição de espécies, por ser uma variável composta, teve sua dimensionalidade simplificada através da técnica multivariada de ordenação NMDS (Escalonamento Multidimensional Não-métrico). As ordenações foram realizadas para dados quantitativos e qualitativos (presença e ausência). Os dados quantitativos revelam padrões baseados nas espécies mais comuns, as quais tendem a ter diferenças maiores entre as parcelas. Já os dados de presença e ausência tendem a dar mais peso para as espécies raras, uma vez que espécies mais comuns tendem a ocorrer na maioria dos locais e, portanto, contribuem pouco para diferenças qualitativas entre os mesmos.

Os padrões de distribuição das espécies foram descritos em duas dimensões, já que duas dimensões captam gradientes maiores, além de ser muito difícil interpretar padrões em mais do que duas dimensões. No entanto, as ordenações foram também feitas em uma e três dimensões para verificar se a escolha da dimensionalidade não influenciou nas conclusões das análises.

As ordenações foram baseadas em matrizes de distância calculadas com o índice de Bray-Curtis sobre dados padronizados por local. Quando usado para dados de presença e ausência, o índice é conhecido como medida de distância de Sorensen (Legendre & Legendre 1998). As ordenações feitas com NMDS permitiram obter eixos ortogonais que cumpriram as premissas dos testes inferenciais que foram efetuados posteriormente. Os dois eixos principais obtidos na ordenação foram usados como variáveis dependentes em modelos de Regressão Múltipla Multivariada, MANOVA, para testar a influência das variáveis ambientais sobre a composição de espécies.

Resultados

Dados quantitativos

- Espécies de *Piper*

Foram registrados 3.440 indivíduos pertencentes a 22 espécies e 1 espécie não identificada nas 68 parcelas amostradas. Quatro espécies são novos registros para a Reserva Ducke: *P. bartlingianum*, *P. curtistilum*, *P. mourai* e *P. pseudoglabrescens* (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies e número de indivíduos de *Piper* encontrados na Reserva Ducke.

Espécies	Abundância
<i>Piper erectipillum</i>	1822
<i>Piper alatabaccum</i>	586
<i>Piper bartlingianum*</i>	482
<i>Piper baccans</i>	132
<i>Piper mourai*</i>	79
<i>Piper humillimum</i>	68
<i>Piper durilignum</i>	45
<i>Piper cyrtopodon</i>	38
<i>Piper curtistilum*</i>	33
<i>Piper gurupanium</i>	28
<i>Piper capitarianum</i>	28
<i>Piper mastersianum</i>	24
<i>Piper humaytanum</i>	24
<i>Piper duckei</i>	15
<i>Piper consanguineum</i>	11
<i>Piper liesneri</i>	7
<i>Piper sp.1</i>	5
<i>Piper brachypetiolatum</i>	4
<i>Piper amapense</i>	3
<i>Piper pseudoglabrescens*</i>	2
<i>Piper negroense</i>	2
<i>Piper froesii</i>	1
<i>Piper demeraranum</i>	1
Total	3440

*Novos registros

- Distribuição de *Piper*

Para detectar a existência de padrões na distribuição e abundância de espécies de *Piper* encontradas nas 68 parcelas da Reserva Ducke, foi realizada a análise indireta de gradiente NMDS. Esta análise reduziu as dimensões para melhor visualização e representação da comunidade. Cada uma das duas dimensões representou a composição das espécies independentemente de qualquer gradiente de efeito direto.

O percentual de variância nos dados originais capturado pela ordenação em uma dimensão foi de 57%, para duas dimensões foi de 78,5% e para três dimensões, 88,9%. Considerou-se que duas dimensões foram suficientemente capazes e eficientes em captar o padrão mais forte da comunidade. A diferença no acréscimo de variância capturado de duas para três dimensões foi pequeno (10 %).

Para dados quantitativos, os resultados da Análise de Covariância Multivariada (MANCOVA) indicaram que a composição de espécies de *Piper* foi significativamente relacionada à inclinação (Pillai trace=0.309, F=13.178, df=2.59, P=0.000) e ao percentual de argila no solo (Pillai-trace=0.417, F=21.121, df=2.59, P=0.000) (Figuras 3a e 3b).

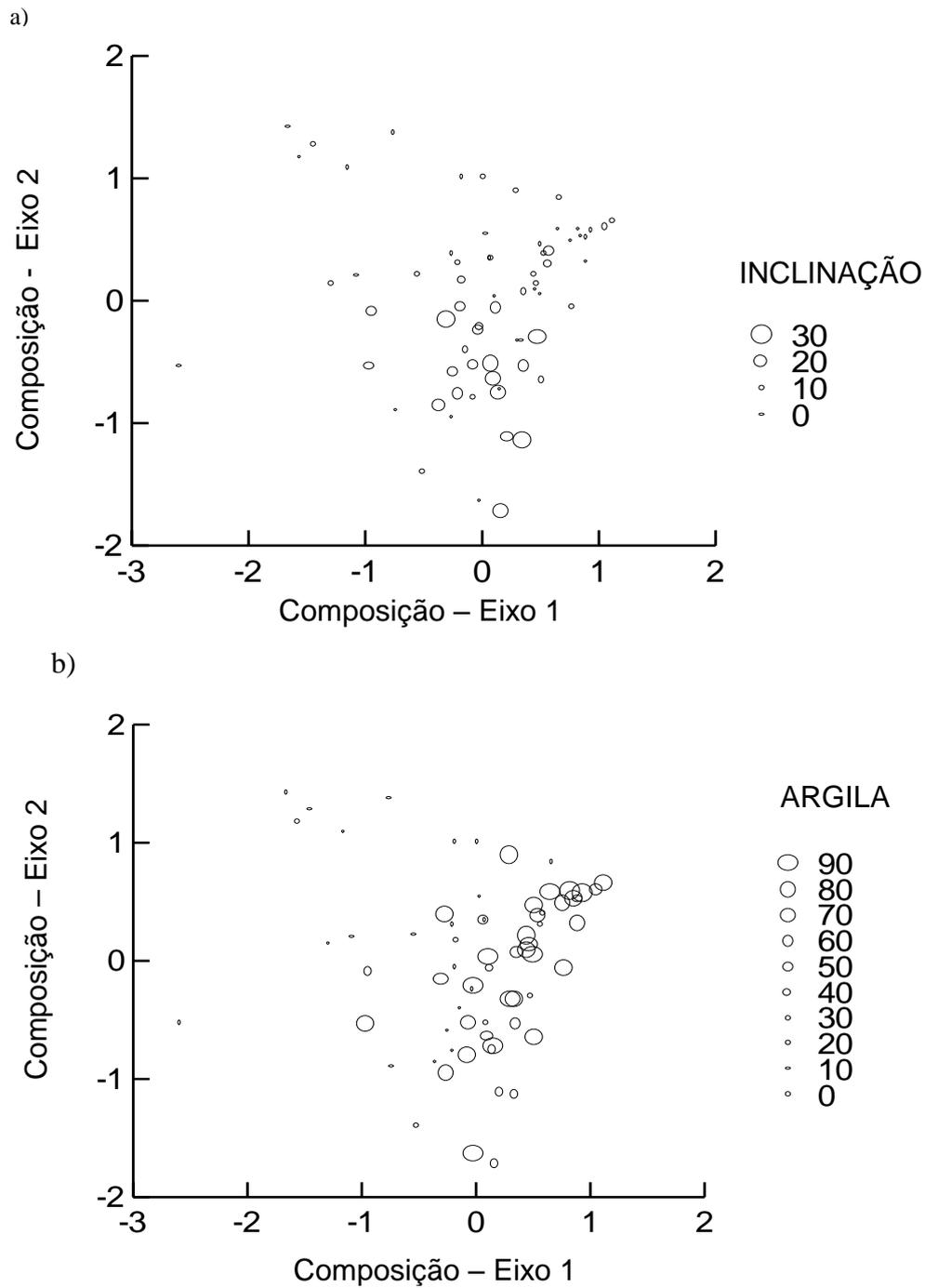


Figura 3: Influência da Inclinação do terreno sobre a composição da comunidade de Piper (a); Influência do percentual de argila no solo sobre a composição da comunidade de Piper (b).

O efeito simultâneo de inclinação e percentual de argila indica a covariância entre os dois fatores (Figura 4). Clareiras (Pillai-trace=0.091, $F=2.966$, $df=2.59$, $P=0.059$) e drenagem (Pillai-trace=0.088, $F=2.836$, $df=2.59$, $P=0.067$) não afetaram significativamente a composição da comunidade.

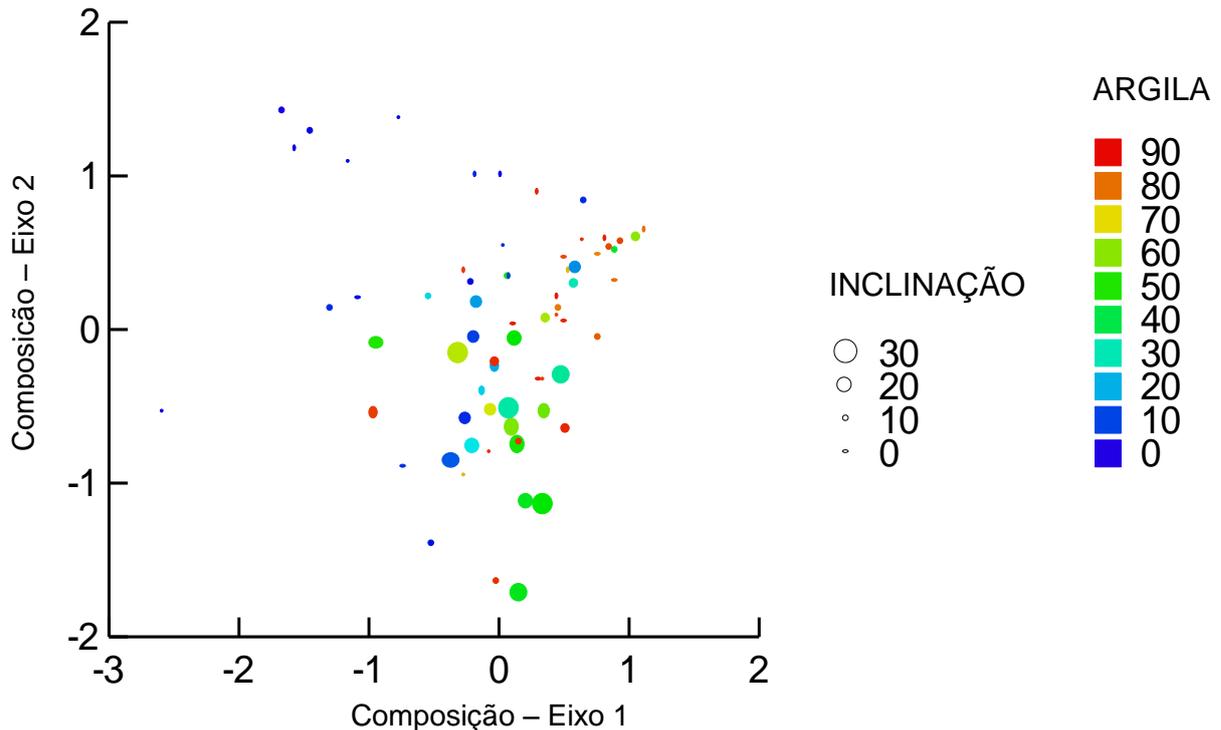


Figura 4: Efeito simultâneo de inclinação e percentual de argila no solo sobre a composição das espécies de *Piper*.

Houve interação entre drenagem e porcentagem de argila (Pillai-trace=0.132, $F=4.475$, $df=2.59$, $P=0.016$) (Figura 5), mas interações entre drenagem e inclinação (Pillai-trace=0.064, $F=2.011$, $df=2.59$, $P=0.143$) e drenagem e clareiras (Pillai-trace=0.088, $F=2.840$, $df=2.59$, $P=0.066$) não foram significativas.

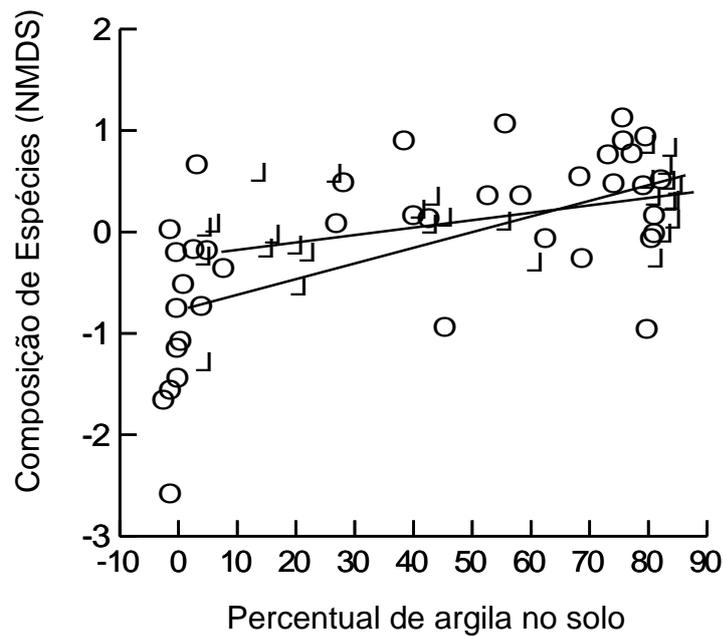


Figura 5: Interação entre drenagem e percentual de argila sobre a composição das espécies de *Piper* ordenada em 1 dimensão.

A análise da distribuição de abundância de cada espécie de *Piper* em relação à inclinação, de maneira geral, evidenciou baixa especificidade das espécies. Porém, revelou tendências de ocorrência generalista em *P. bartlingianum*, *P. humillimum* e *P. cyrtopodon*; maior especificidade para áreas com maior declividade em *P. alatabaccum*, *P. capitarianum* e; para áreas mais planas em *P. erectipillum*, *P. baccans* (Figura 6). Para várias espécies é difícil saber se há tendências à especialização porque sua frequência foi muito baixa.

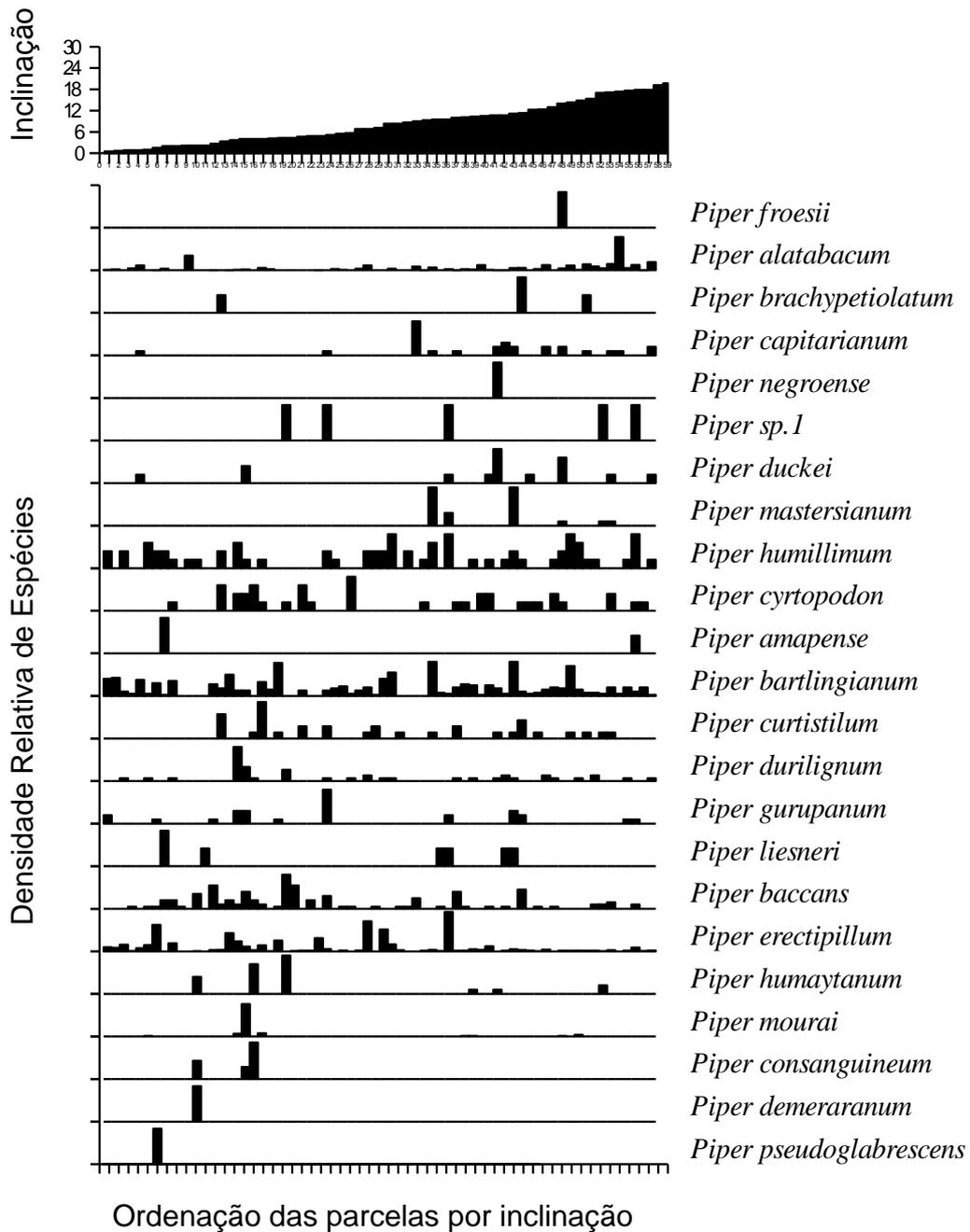


Figura 6: Abundância relativa de cada espécie de *Piper* em relação à inclinação do terreno.

A análise de abundância de *Piper* contra o percentual de argila no solo revelou grupos de espécies generalistas: *P. bartlingianum*, *P. humilimum*, *P.*

cyrtopodon, *P. durilignum* e *P. alatabaccum*; como especialistas de áreas mais argilosas: *P. erectipillum* e *P. duckei*; como especialistas de áreas menos argilosas: *P. sp.1*, *P. humaytanum* e *P. liesneri* e; de áreas intermediárias: *P. mastersianum* (Figura 7).

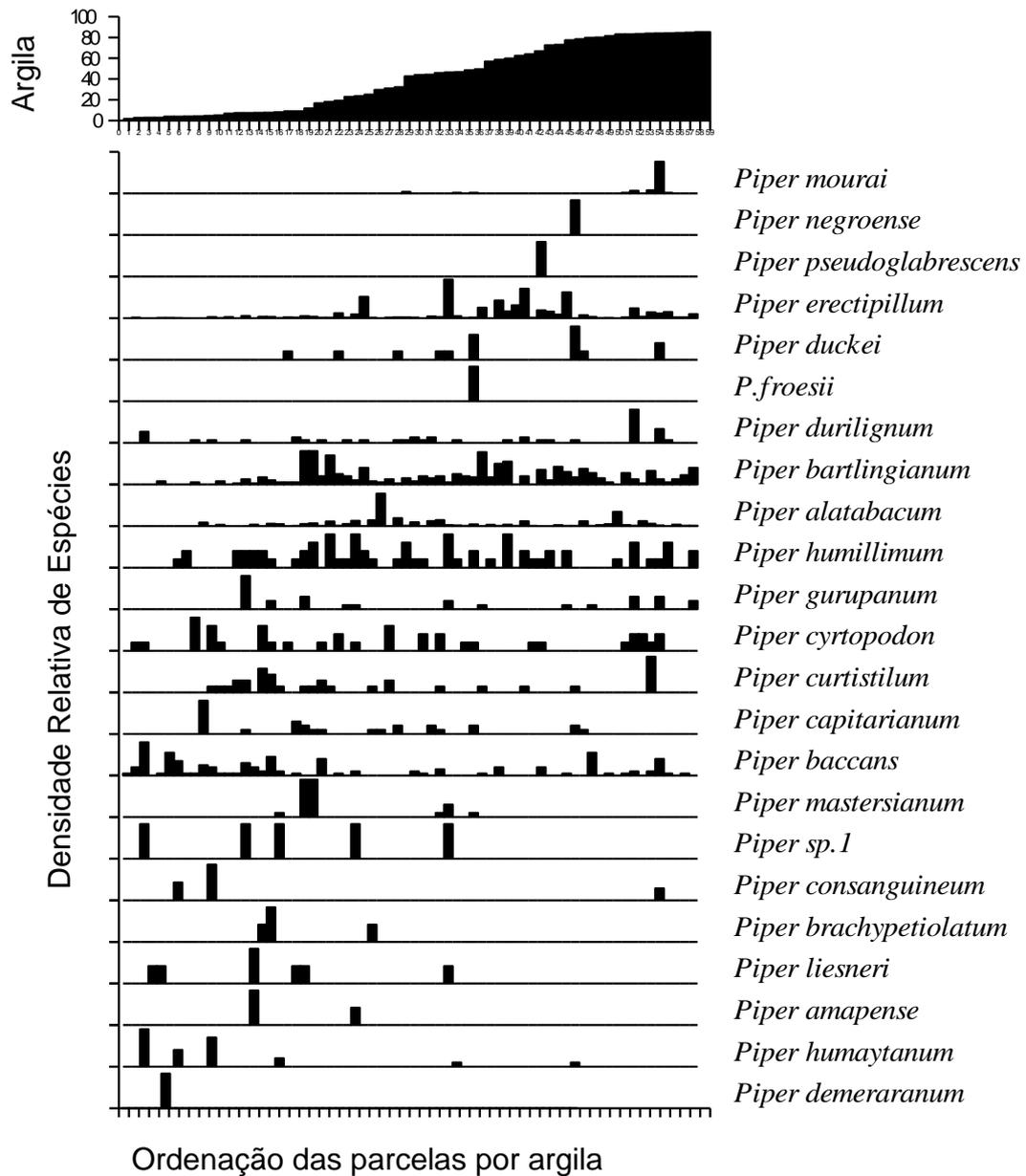


Figura 7: Abundância relativa de cada espécie de *Piper* em relação ao percentual de argila do solo.

Dados qualitativos

- Espécies de *Piper*

As espécies que ocorreram com maior frequência na maioria das parcelas foram *P. erectipillum*, *P. bartlingianum*, *P. alatabaccum*, *P. baccans* e *P. humillimum*. As mais raras foram *P. amapense*, *P. brachypetiolatum*, *P. consanguineum*, *P. demeraranum*, *P. froesii*, *P. negroense* e *P. pseudoglabrescens* (Tabela 2).

Tabela 2 - Frequência de espécies de *Piper* nas 68 parcelas amostradas na Reserva Ducke

Espécies	Frequência
<i>Piper bartlingianum</i> *	55
<i>Piper erectipillum</i>	55
<i>Piper alatabaccum</i>	46
<i>Piper baccans</i>	37
<i>Piper humillimum</i>	36
<i>Piper cyrtopodon</i>	23
<i>Piper durilignum</i>	23
<i>Piper curtistilum</i> *	19
<i>Piper capitarianum</i>	14
<i>Piper gurupanium</i>	12
<i>Piper duckei</i>	9
<i>Piper mourai</i> *	8
<i>Piper humaytanum</i>	6
<i>Piper liesneri</i>	6
<i>Piper mastersianum</i>	6
<i>Piper sp. 1</i>	5
<i>Piper brachypetiolatum</i>	3
<i>Piper consanguineum</i>	3
<i>Piper amapense</i>	2
<i>Piper demeraranum</i>	1
<i>Piper froesii</i>	1
<i>Piper negroense</i>	1
<i>Piper pseudoglabrescens</i> *	1
Total	68

*Novos registros

- Distribuição de *Piper*

O percentual de variância nos dados originais capturado pela ordenação das espécies em uma dimensão foi de 62,8%, para duas dimensões foi de 74,6% e para três dimensões, 81,6%. O acréscimo de variância com o uso de três dimensões foi pequeno (10 %), portanto considerou-se que duas dimensões foram eficientes em captar o padrão mais forte da comunidade.

Os resultados da Análise de Covariância Multivariada (MANCOVA) indicaram que a composição de espécies de *Piper* foi significativamente relacionada à inclinação (Pillai Trace=0.259, F=10.328, df=2.59, P=0.000) (Figura 8.a) e ao percentual de argila do solo (Pillai Trace=0.441, F=23.271, df=2.59, P=0.000) (Figura 8b).

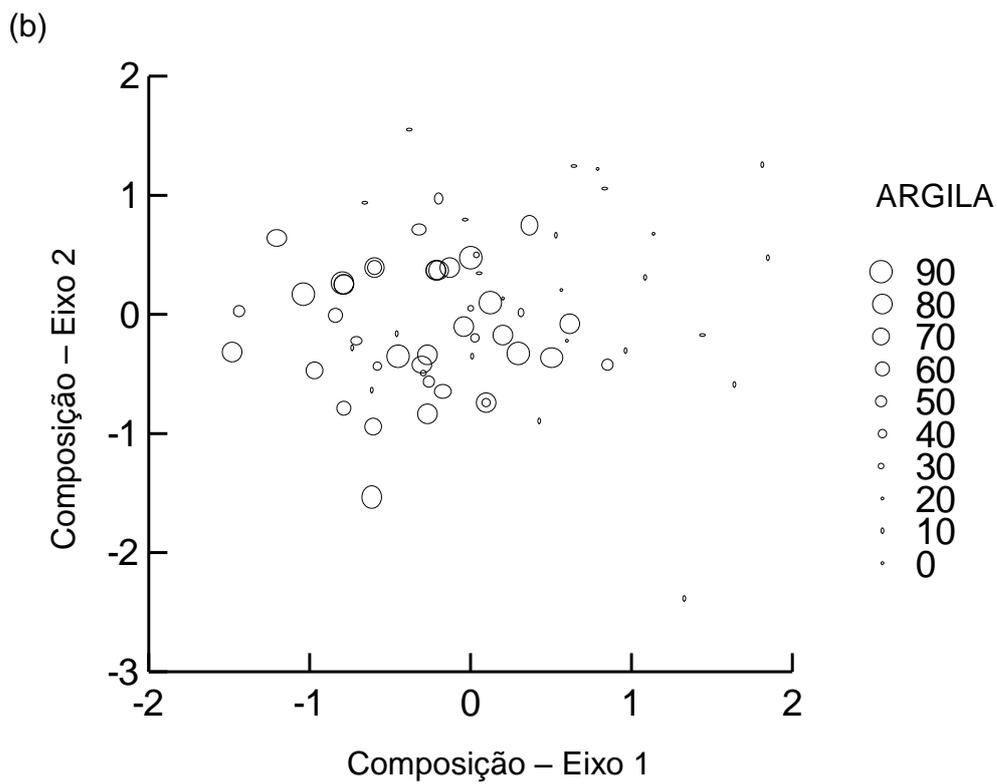
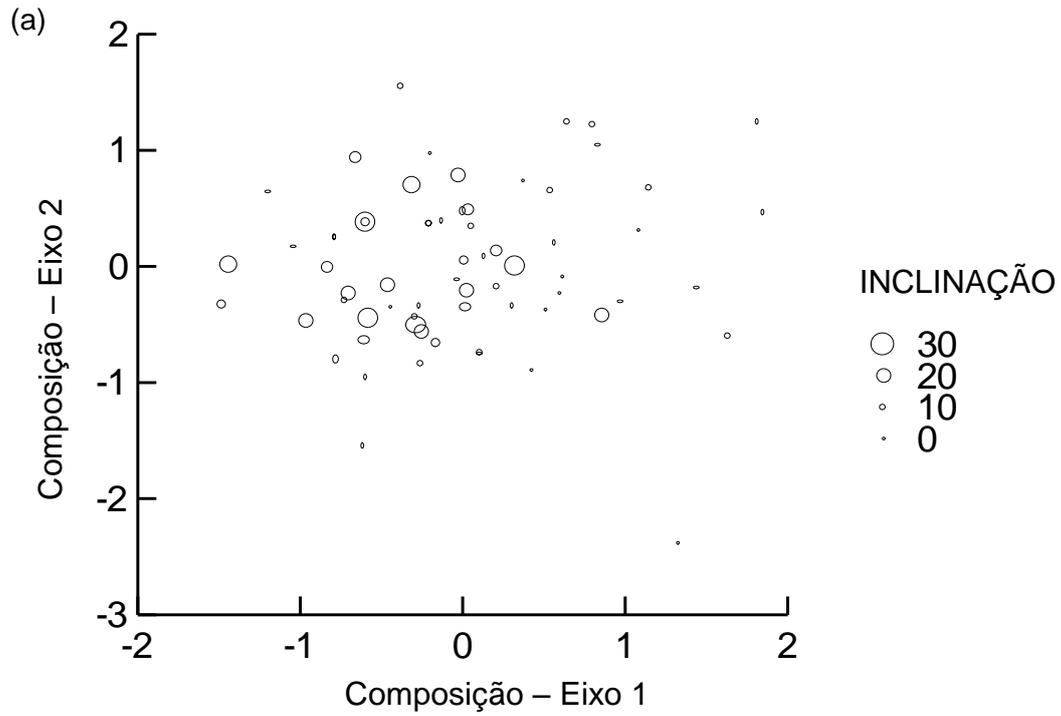


Figura 8. Efeito da Inclinação do terreno sobre a comunidade de *Piper* (a); Efeito do percentual de argila no solo sobre a comunidade de *Piper* (b)

Os efeitos de inclinação e do percentual de argila no solo agem simultaneamente sobre a comunidade (Figura 9). Clareiras (Pillai-trace=0.075, $F=2.386$, $df=2.59$, $P=0.101$) e drenagem (Pillai-trace=0.093, $F=3.011$, $df=2.59$, $P=0.057$) não afetaram significativamente a composição da comunidade.

Como o fator 'drenagem' é variável categórica, foram testadas as interações entre cada um dos fatores ambientais e drenagem (leste ou oeste). Houve interação entre drenagem e porcentagem de argila (Pillai-trace=0.187, $F=6.772$, $df=2,59$, $P=0.002$) (Figura 10), mas interações entre drenagem e inclinação (Pillai-trace=0.010, $F=0.312$, $df=2.59$, $P=0.733$) e drenagem e clareiras (Pillai-trace=0.000, $F=0.010$, $df=2.59$, $P=0.990$) não foram significativas.

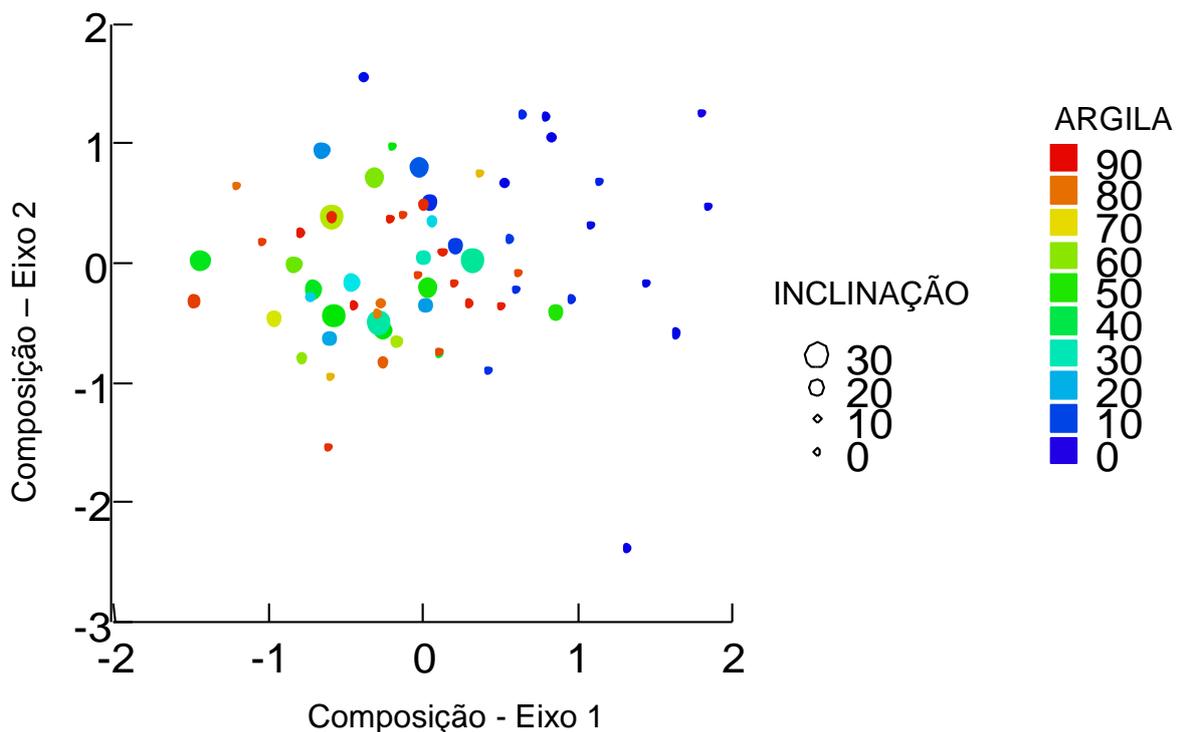


Figura 9: Efeito simultâneo de inclinação e porcentagem de argila sobre a comunidade de *Piper*.

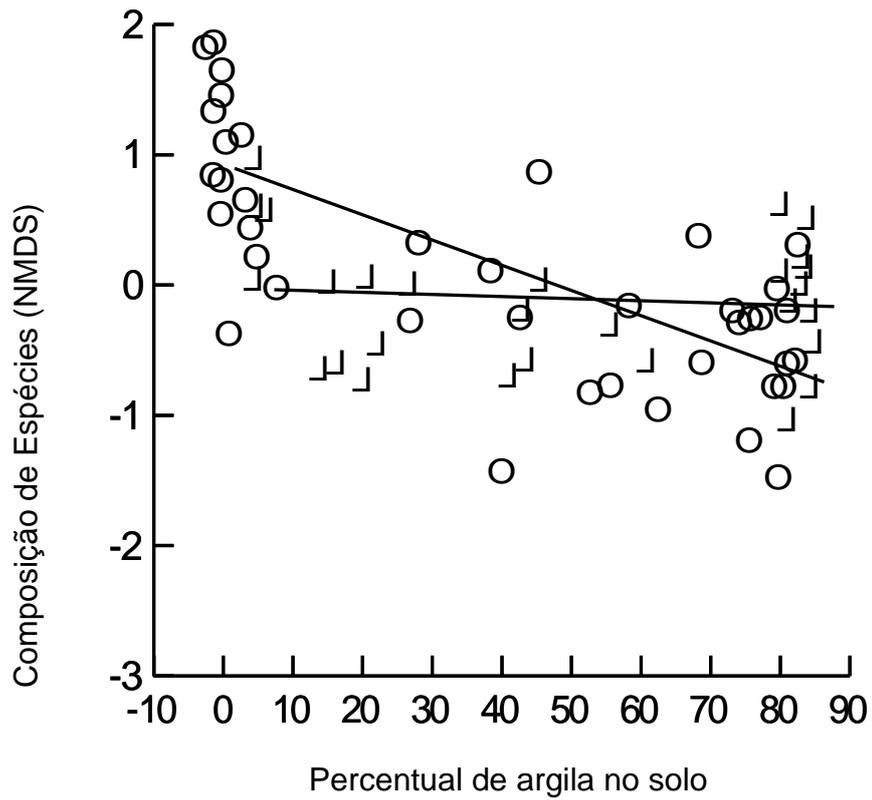


Figura 10: Distribuição das parcelas entre as drenagens leste (L) e oeste (O) ordenadas em 1 dimensão ao longo do gradiente percentual de argila no solo.

Discussão

A Reserva Ducke é uma das áreas mais bem estudadas da Amazônia Central, mas novas ocorrências de espécies continuam a ser registradas. Os levantamentos de *Piper* revelaram *P. bartlingianum*, *P. curtistilum*, *P. mourai* e *P. pseudoglabrescens* como novos registros para a Reserva, enquanto *P. hostmanianum*, *P. arboretum*, *P. purusanum*, *P. carniconnectivum*, *P. aduncum* e *P. hispidum*, espécies já registradas para a Reserva (Ribeiro *et al.* 1999), não foram encontradas.

Nos levantamentos realizados na RFAD, chamou a atenção à ausência de *P. aduncum*, espécie muito comum e de áreas abertas. Sua ausência talvez seja explicada pelo fato da espécie estar adaptada a ambientes alterados. Em um estudo de banco de sementes realizado em Papua Nova Guiné, aonde a espécie é invasora, *P. aduncum* foi a maior competidora pelo seu rápido crescimento e alto grau de acumulação de biomassa em relação às espécies nativas (Rogers & Hartemink 2000). Apesar da área da RFAD estar cada vez mais sujeita a fragmentação, através da rápida ocupação humana do seu entorno, as influências de espécies oportunistas parecem ainda não ocorrer sobre as comunidades do gênero *Piper*. A ocorrência de *P. aduncum* foi observada em áreas próximas a borda, na porção sudoeste da Reserva (obs. Pess.) o que pode indicar uma recente colonização da área por esta espécie.

A composição de espécies de *Piper* na Reserva Ducke apresentou variações significativas em relação ao percentual de argila no solo e a declividade do terreno. A maioria das espécies ocorreu ao longo de todos os gradientes testados. As poucas espécies que foram restritas aos extremos dos gradientes foram as espécies raras nas coletas, como por exemplo *Piper demeraranum*, *P. pseudoglabrescens* e *P. mourai*, com ocorrência limitada a terrenos pouco inclinados.

A textura é uma das características mais importantes do solo, determinando a disponibilidade de nutrientes e água para as plantas. Solos argilosos tendem a apresentar maior quantidade de cátions (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ e Na^+) e retém maior quantidade de água durante a estação seca (Fearnside & Leal Filho 2001). Solos arenosos, por outro lado, não são capazes de segurar água e cátions o que os torna pouco férteis e expõem as plantas ao estresse hídrico durante a seca (Fearnside &

Leal Filho 2001). Os estudos realizados na Reserva Ducke mostraram uma alta correlação entre a altitude do terreno e o percentual de argila no solo (Castilho 2004, Costa *et al.* 2005). Portanto, Costa *et al.* (2005) sugerem que a altitude e a inclinação do terreno, em conjunto, podem ser indicadores de textura e fertilidade do solo na Amazônia Central. A inclinação do terreno, por outro lado, foi moderadamente correlacionada a um gradiente de fertilidade, representada pelos cátions do solo (Costa *et al.* 2005). A topografia afeta os padrões de deposição e decomposição de liteira (Luizão *et al.* 2004). Terrenos inclinados tendem a apresentar menor acúmulo de matéria orgânica porque esta pode ser facilmente removida pela erosão. Provavelmente as espécies encontradas predominantemente nas áreas mais inclinadas necessitem de áreas livres de liteira para seu estabelecimento (Costa *et al.* 2005). A inclinação também pode afetar a dinâmica da floresta (Gale & Barfod 1999, Robert 2003). Áreas mais inclinadas estão sujeitas a maior frequência de distúrbios, o que pode afetar os padrões de entrada de luz no sub-bosque (Robert 2003). Portanto, é possível que este fator afete indiretamente a distribuição das espécies. A variação da composição de espécies de *Piper*, em função da textura do solo e inclinação do terreno, indica que as espécies deste grupo respondem diferentemente às variações do ambiente físico.

A bacia de drenagem não afetou significativamente a composição de espécies de *Piper*, seja para dados quantitativos ou qualitativos. No entanto, estudos com herbáceas (Costa *et al.* 2005), arbustos do gênero *Psychotria*, (Kinupp & Magnusson 2005) e sobre comunidades de peixes (Mendonça 2002) revelaram diferenças na composição de espécies conforme as bacias de drenagem. Foram observadas algumas diferenças quanto ao número total de espécies de *Piper*, entre as bacias. Nos transectos da drenagem leste, foram registradas 18 espécies e na drenagem oeste, 22. Das 5 espécies que não apareceram na drenagem leste, 4 foram raras, em termos de abundância, em toda a área da Reserva: *P. demeraranum* (n=1), *P. amapense* (n=3), *P. froesii* (n=1), *P. negroense* (n=2). Por causa do baixo número de indivíduos torna-se difícil inferir sobre a ecologia das espécies, pois as espécies raras em relação à área total da Reserva podem não ser raras considerando-se outras áreas ou áreas de amostragem maiores. O atributo “raridade” é sensível ao sistema de amostragem (Tuomisto *et al.* 1998) e pode ser modificado conforme a escala espacial considerada.

Existe uma interação significativa entre o teor de argila e as bacias de drenagem afetando a composição de espécies de *Piper*, para dados qualitativos ou quantitativos. Na drenagem oeste o percentual de argila afeta fortemente a composição, enquanto na drenagem leste este efeito é mais fraco. O mesmo foi encontrado para *Psychotria* (Kinupp & Magnusson 2005), Marantaceae e samambaias (Costa *et al.* 2005). Isto sugere que o efeito da textura do solo é diferente entre as bacias leste e oeste na Reserva Ducke.

Para testar se o efeito das bacias de drenagem fora decorrente da proximidade geográfica ao invés de diferenças ambientais foi realizado um teste de significância usando uma divisão arbitrária da Reserva em norte e sul com os mesmos números relativos de transectos da drenagem leste e oeste. Se as diferenças entre as drenagens existissem devido à distância, a separação norte e sul deveria apresentar o mesmo grau de diferença em relação à composição de espécies. Entretanto, para todos os grupos de sub-bosque já estudados o efeito da bacia foi atribuído às diferenças ecológicas entre leste-oeste e não à distância geográfica (este estudo, Kinupp & Magnusson 2005, Costa *et al.* 2005). De fato, o conteúdo de argila no solo foi 15% maior na drenagem leste, em parcelas com mesma altitude e inclinação (Costa *et al.* 2005). A quantidade de fósforo disponível para as plantas, considerado um elemento limitante para o crescimento vegetal em solos tropicais, foi significativamente maior na bacia oeste (Costa *et al.* 2005) e a quantidade de cátions e nitrogênio não variou entre as bacias de drenagem (Costa *et al.* 2005). Estas diferenças podem ajudar a explicar por que as bacias são consideradas unidades ecológicas distintas dentro da Reserva.

A abertura de dossel não teve efeito significativo sobre a composição da comunidade de *Piper*. A hipótese inicial era de que, dentre os fatores medidos, a luz fosse o grande determinante na composição de espécies do gênero. Este é caracterizado pela capacidade de colonizar áreas alteradas, onde a incidência de luz é maior. Talvez a metodologia utilizada para estimar a entrada de luz no sub-bosque (percentual de clareiras) não seja precisa para mensurar a disponibilidade de luz nos transectos. Estudos posteriores devem testar o efeito de luminosidade valendo-se de diferentes métodos.

Chazdon *et al.* 1988 verificaram que algumas espécies de *Piper* são generalistas em relação ao gradiente de luz. Estudos fisiológicos têm mostrado que

espécies características de clareiras também são capazes de crescer em ambientes sombreados (Freden & Field 1996), o que sugere que as espécies de *Piper* possuem alta plasticidade fenotípica em resposta aos diferentes níveis de luz. Isto explicaria a ausência de um efeito desta variável sobre a composição da comunidade. Alguns autores sugerem que além da plasticidade fenotípica, diferenças genotípicas permitem que a mesma espécie colonize diferentes posições no gradiente de luz (Chazdon *et al.* 1988).

As espécies generalistas certamente têm mais chance de se estabelecerem por possuírem maior adaptação fisiológica aos diversos tipos de ambientes, inclusive aos ambientes de sub-bosque onde a competição pela luz é maior (Denslow & Diaz 1990). No entanto, isto não exclui a possibilidade de também serem afetadas por suas histórias de dispersão, o que evidencia a importância do alcance de dispersão em termos de distância geográfica (Tuomisto *et al.* 2003b) na composição das comunidades em estudo. A configuração atual de *Piper* na Reserva possivelmente se deve não apenas à variedade de micro-habitats provenientes de influências e combinações dos diversos efeitos físicos, mas também à sua história de dispersão (Chauvel *et al.* 1987, Tuomisto & Ruokolainen 1994, Tuomisto *et al.* 1995, Clark *et al.* 1999, Vormisto *et al.* 2000, Oliveira & Nelson 2001, Itoh *et al.* 2003, Tuomisto *et al.* 2003a).

A segunda hipótese testada foi que o efeito das variações topográficas seria mais fraco para *Piper* do que o observado para outros grupos, pois se esperava que a luz seria mais importante. A inclinação, a altitude, o tipo de solo e relevo característico da RFAD de fato influenciam a comunidade de *Piper*. Para marantáceas, samambaias (Costa *et al.* 2005) e *Psychotria* (Kinnup & Magnusson, 2005) também houve influência de fatores edáficos e topográficos na composição da comunidade. Embora todos os grupos de sub-bosque estudados tenham sido sensíveis às variações topográficas e de solo, cada grupo responde de maneira diferente aos fatores analisados. Todos os grupos foram fortemente associados com as variáveis do solo, mas somente samambaias (Costa *et al.* 2005), *Psychotria* (Kinupp & Magnusson 2005) e *Piper* foram associados com a inclinação do terreno. As diferenças de respostas encontradas mostram que um único grupo nem sempre pode ser considerado um bom preditor da resposta de outros grupos. Outro fator a ser considerado é a escala da resposta. Muitas respostas importantes em escala

local, não têm a mesma importância em uma escala maior. As samambaias, por exemplo, são boas indicadoras de condições locais, mas não devem ser utilizadas como indicadoras de padrões em meso-escala espacial (Costa *et al.* 2005). Na RFAD, a composição de samambaias variou pouco entre as bacias de drenagem, ao contrário dos outros grupos (Costa *et al.* 2005). Por outro lado, as samambaias são capazes de reconhecer diferenças sutis como áreas com pouca liteira (Poulsen 1996). Portanto, extrapolação de dados para áreas maiores está longe de se tornar factível diante da grande heterogeneidade ambiental na Amazônia. Isto reforça a necessidade de mapeamento detalhado dos padrões das comunidades para o planejamento de áreas para conservação.

Os resultados deste estudo corroboram também a hipótese de nicho ecológico (Gentry 1988, Tuomisto *et al.* 1995) uma vez que a composição florística de *Piper* reflete o padrão de variação espacial das condições ambientais. As diferenças de solo e topografia foram suficientemente distintas para favorecer o estabelecimento de diferentes espécies em diferentes locais. No entanto, parte das variações na composição de *Piper* pode ser explicada pela teoria de neutralidade (Hubbell & Foster 1986). Esta se baseia na igualdade competitiva entre as espécies, explicando as variações da composição da comunidade de acordo com o histórico de dispersão, extinção e imigração local. Morcegos e pássaros, agentes capazes de percorrer grandes distâncias, são importantes dispersores das espécies de *Piper* (Fleming 1985, Fleming *et al.* 1993, Galindo-González *et al.* 2000). Isso permite que as espécies pioneiras e as espécies primárias colonizem diferentes áreas, ampliando seu alcance de distribuição, possibilitando a conexão de fragmentos florestais e mantendo a diversidade de plantas.

Este estudo investigou somente os efeitos de alguns fatores abióticos na distribuição e abundância de *Piper* na Reserva Ducke. Estes fatores foram capazes de explicar aproximadamente 80% da variação espacial na composição da comunidade. No entanto, outros estudos têm mostrado que as interações bióticas são muito importantes na determinação da variação espacial das espécies. Fleming (1985) estudou a coexistência de cinco espécies de *Piper* em florestas secas da Costa Rica. Este autor atribuiu as diferenças no padrão espacial das espécies às diferenças na biologia das sementes e plântulas e as mudanças estacionais no comportamento de forrageio dos morcegos dispersores de sementes. Experimentos

de transplantes sugerem que a atividade de herbívoros pode estar determinando o estabelecimento ou não de espécies de *Piper* (Fleming 1985). O mesmo também já foi demonstrado para algumas espécies de árvores tropicais (Fine *et al.* 2004). Estudos futuros enfocando a autoecologia das espécies e as relações bióticas podem contribuir para um melhor entendimento dos padrões de abundância e distribuição espacial de *Piper* nas florestas tropicais.

Conclusão

A composição de espécies de *Piper* na Reserva Ducke apresentou significativas variações relacionadas ao percentual de argila no solo e à declividade do terreno, o que indicou que as espécies deste grupo respondem distintamente às variações do ambiente físico. Houve interação significativa entre o teor de argila e as bacias de drenagem para dados quantitativos e qualitativos, sugerindo que o efeito da textura do solo seja diferente entre as bacias leste e oeste da Reserva Ducke.

A maioria das espécies ocorreu ao longo de todos os gradientes testados, especialmente no que se refere à luminosidade, revelando uma possível plasticidade fenotípica do grupo em resposta aos diferentes níveis de luz (Chazdon *et al.* 1988). As espécies generalistas têm mais chances de se estabelecer em razão de maior adaptação fisiológica aos diversos tipos de ambientes, mas há similar importância no alcance de dispersão de suas sementes (Tuomisto *et al.* 2003b). Possivelmente, a configuração atual de *Piper* na Reserva Ducke se deva não apenas à variedade de micro-habitats resultantes das combinações dos diversos efeitos físicos, mas também à sua história de dispersão (Chauvel *et al.* 1987, Tuomisto & Ruokolainen 1994, Tuomisto *et al.* 1995, Clark *et al.* 1999, Vormisto *et al.* 2000, Oliveira & Nelson 2001, Itoh *et al.* 2003, Tuomisto *et al.* 2003a).

Alguns grupos de sub-bosque estudados na Reserva mostraram sensibilidade às variações topográficas e de solo, mas somente samambaias, *Psychotria* e *Piper* foram associadas à inclinação do terreno. As diferentes respostas encontradas mostram que um único grupo nem sempre pode ser considerado um bom preditor da resposta de outros grupos, além da importância de cada resposta estar diretamente associada à escala de amostragem. Portanto, uma extrapolação de dados para áreas maiores torna-se inviável diante da grande heterogeneidade ambiental na Amazônia.

Os resultados deste estudo corroboraram com a hipótese de nicho ecológico (Gentry, 1988; Tuomisto *et al.* 1995) uma vez que a composição florística de *Piper* refletiu o padrão de variação espacial das condições ambientais. No entanto, parte das variações na composição de *Piper* pode ser explicada pela teoria da neutralidade (Hubbell & Foster, 1986), na qual as espécies são igualmente competitivas, sendo afetadas pelo histórico de dispersão, extinção e imigração local.

Importantes agentes dispersores de *Piper* são morcegos e pássaros, que percorrem grandes distâncias e permitem a colonização de espécies pioneiras em diferentes áreas, ampliando seu alcance de distribuição, favorecendo a conexão de fragmentos florestais e mantendo a diversidade de plantas.

Estudos futuros com ênfase na autoecologia das espécies e nas relações bióticas podem contribuir para uma maior compreensão dos padrões de distribuição espacial e abundância de *Piper* em florestas tropicais.

Referências Bibliográficas

- Bigarella, J. J.; Ferreira, A. M. M. 1985. Amazonian geology and the Pleistocene and the Cenozoic Environments and paleoclimates. Pp. 49 – 71 in Prance, G. T.; Lovejoy, T. E. (eds) *Amazonia*. Pergamon, Oxford, UK.
- Castilho, C. V. 2004. Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia central. PhD thesis. INPA/UFAM, Manaus, Brazil.
- 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.
- Chazdon, R. L.; Williams, K.; Field, C. B. 1988. Interactions between crown structure and light environment in five rain forest *Piper* species. *American Journal of Botany*, 75 (10): 1459-1471.
- Clark, D. B.; Palmer, M. W.; Clark D. A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80(8): 2662 - 2675.
- Condit, R.; Hubbell, S. P.; Lafrankie, J. V.; Sukumar, R.; Mankaran, N.; Foster, R. B.; Ashton, P. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of these 50 ha transectos. *J. Ecol.*, 84: 549 – 562.
- Condit, R.; Pittman, N.; Leigh Jr., E. G.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster, R. B.; Núñez, V.; Aguilar, S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, H. C.; Losos, E. & Hubbell, S. P. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science*, 295: 666 - 669.
- 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*, in press.

- Denslow, J. S. & Diaz, A. E. G. 1990. Seed rain to tree-fall gaps in a Neotropical rain forest. *Can. J. For. Res.*, 20: 642-648.
- Fearnside, P. M. & Leal Filho, N. 2001. Soil and development in Amazonia: Lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragment Project. In: Bierregaard, Jr, R.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. C. G. (Eds.). *Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press. P. 291-312.
- Fleming, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology*, 66(3): 688-700.
- Fleming, T. H.; venable, D. L.; Herrera M., L. G. 1993. Opportunism vs. specialization: the evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. *Vegetatio*, 107/108: 107-120.
- Fredeen, A. L. & Field, C. B. 1996. Ecophysiological Constraints on the Distribution of *Piper* Species. In: Mulkey, S. S.; Chazdon, R. L.; Smith, A. P. (eds). *Tropical Forest Plant Ecoophysiology*, Chapman & Hall, p. 597 – 618.
- Gale, N. & Barfod, A. S. 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15(4): 415-436.
- Galindo-González, J.; Guevara, S. & Sosa, V. J. 2000. Bat - and Bird - Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rainforest. *Conservation Biology*, 14 (6): 1693 – 1703.
- Gentry, A. H. & Dodson, C. 1987. Contribution of Nontrees to Species Richness of a Tropical Rain Forest. *Biotropica*, 19(2): 149 - 156.
- 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.

- Rogers, H. M & Hartemink, A . E. &. 2000. Soil seed bank and growth rates of an invasive species, *Piper aduncum*, in the lowlands of Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 243 – 251.
- Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1986. Biology, Chance, and History and the Structure of Tropical Rain Forest Tree Communities. In: Diamond, J. & Case, T. J. (eds). *Community Ecology*. Harper & Row Publishers, N. Y., p. 314 - 329.
- Itoh, A.; Yamakura, T.; Ohkubo, T.; Kanzaki, M.; Palmiotto, P. A.; LaFrankie, J. V.; Ashton, P. S. & Lee, H. S. 2003. Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. *Ecological Research*, 18: 307 - 320.
- Kinupp, V. F. & Magnusson, W.E. 2005. Spatial patterns in the understorey genus *Psychotria* in Central Amazônia: Effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology*, in press.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology: Second English Edition*. Elsevier, Amsterdam.
- Lombard, A. T.; Cowling, R. M.; Pressey, R. L. & Rebelo, A. G. 2003. Effectiveness of land classes as surrogates for species in conservation planning for the Cape Floristic Region. *Biological Conservation*, 112: 45 – 62.
- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S. & Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a Central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592-600.
- Marques-Filho, A. O.; Ribeiro, M. N. G.; Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV – Precipitação. *Acta Amazônica* 4: 759 – 768.

- Mendonça, F. P. 2002. *Ictiofauna de igarapés de terra firme: estrutura das comunidades de duas bacias hidrográficas, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central*. Dissertação de mestrado. INPA/UFAM, Manaus, Brasil.
- Oliveira, A. A. & Nelson, B. W. 2001. Floristic relationships of terra-firme forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 146: 169 – 179.
- Pharo, E. J.; Beattie, A. J. & Pressey, R. L. 2000. Effectiveness of using vascular plants to select reserves for bryophytes and lichens. *Biological Conservation*, 96: 371 – 378.
- Pimentel, F. A., Souza, M. M. M.; Sá, C. P.; Cabral, W. G.; Silva, M. R.; Pinheiro, P. S. N. & Bastos, R. M. 1998. *Recomendações básicas para o cultivo da pimenta longa (Piper hispidinervium) no Estado do Acre*. Rio Branco: Embrapa-CPAF/AC, 14 p. (Embrapa-CPAF/AC, Circular Técnica, 28).
- Pitman, N. C. A.; Terborgh, J. W.; Silman, M. R.; Núñez, P.V. 1999. Tree species distribution in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80: 2651-2661.
- Pitman, N. C. A.; Terborgh, J. W.; Silman, M. R.; Núñez, P.V.; Neill, D. A.; Céron, C. E.; Palacios, W. A. & Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82(8): 2101 – 2117.
- Poulsen, A. D. 1996. Species richness and diversity of ground herbs within a plot of lowland rainforest in northwest Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 177-190.
- Poulsen, A. D. & Tuomisto, H. 1996. Small-scale to continental distribution patterns of neotropical pteridophytes: the role of edaphic preferences. In: Camus, J. M.; Gibby, M. & Johns, R. J. (eds). *Pteridology in Perspective, Royal Botanic Garden, Kew*, p. 551 - 561.
- Ribeiro, J. E. L. S.; Hopkins, M. J. G.; Vicentini, A.; Sothers, C. A.; Costa, M. A.; 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.; Procópio, L. C. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia-INPA/ Department for International Development- DFID. Manaus, Brasil.
- Ricklefs, R. E. 1996. *A Economia da Natureza*. Ed. Guanabara Koogan S. A. 3ª ed. 470 pp.
- Robert, A. 2003. Simulation of the effect of topography and tree falls on stand dynamics and stand structure of tropical Forest. *Ecological Modelling*, 167: 287-303.
- Silva, A.C.P.R. & Oliveira, M. N. 2000. *Produção e dispersão de sementes de pimenta longa (Piper hispidinervium) no Estado do Acre*. Rio Branco: Embrapa-CPAF/AC, 14 p. (Embrapa Acre, Boletim de Pesquisa, 24).
- Thomazini, M. J. & Thomazini, A. P. B. W. 2002. Diversidade de Abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em Inflorescências de *Piper hispidinervium* (C.DC). *Neotropical Entomology*, 31(1): 027 - 034.
- Tuomisto, H.; Poulsen, A. D. & Moran, R. C. 1998. Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in western Amazonia. *Biotropica*, 30: 392-399.
- 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. 2003a. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forest. *Science*, 299: 241 - 244.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W. & Rodriguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian Biodiversity. *Science*, 269: 63 - 66.

- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Aguilar, M. & Sarmiento, A. 2003b. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, 91: 743 - 756.
- 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.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130: 1 - 14.
- Yuncker, T. G. 1966. New species of Piperaceae from Brazil. Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo. *Instituto de Botânica*. Boletim n.º 3: 1 - 370.
- Yuncker, T. G. 1972. The Piperaceae of Brazil. *Hoehnea*(2): 17 - 366.