

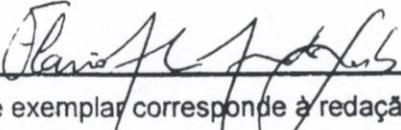
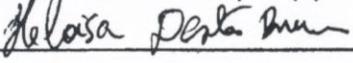
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



Heloisa Dantas Brum

**“DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE TRÊS ESPÉCIES DE
PALMEIRAS DO GÊNERO *Oenocarpus* AO LONGO DE UM
GRADIENTE EDAFO-TOPOGRÁFICO NA AMAZÔNIA
CENTRAL”**


Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)

e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de
Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos
Co-Orientador: Prof. Dr. José Luis Campana Camargo

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

B834d

Brum, Heloisa Dantas

Distribuição espacial de três espécies de palmeira do gênero *Oenocarpus* ao longo de um gradiente edafo-topográfico na Amazônia Central / Heloisa Dantas Brum. – Campinas, SP: [s.n.], 2011.

Orientadores: Flavio Antonio Maës dos Santos, José Luis Campana Camargo.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Palmeira. 2. Estrutura populacional. 3. Plantas - Ontogenia. 4. Plântula (Botânica). I. Santos, Flavio Antonio Maës dos, 1958-. II. Camargo, José Luis Campana. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Spatial distribution of three palm species of the genus *Oenocarpus* along a edaphic and topographic gradient in Central Amazonia.

Palavras-chave em inglês: Palms; Population structure; Plants – Ontogeny; Seedling (Botany).

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Mestrado em Ecologia.

Banca examinadora: Flavio Antonio Maës dos Santos, Simey Thury Vieira Fisch; Rafael Silva Oliveira.

Data da defesa: 15/02/2011.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

Campinas, 15 de fevereiro de 2011

BANCA EXAMINADORA

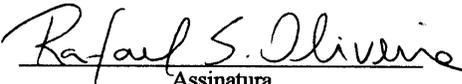
Prof. Dr. Flávio Antonio Mães dos Santos (Orientador)


Assinatura

Profª. Dra. Simey Thury Vieira Fisch


Assinatura

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira


Assinatura

Prof. Dr. Aldicir Osni Scariot

Assinatura

Profª. Dra. Marlies Sazima

Assinatura

DEDICATÓRIA

Para o Duqa,

é claro

AGRADECIMENTOS

Agradeço à FAPESP pela bolsa e auxílio financeiro. Ao Flavio pela excelente orientação e por toda ajuda durante todo o processo, obrigada! Ao Zé Luis, agradeço por mais uma (co)orientação, como sempre, me dando a maior força.

À UNICAMP, INPA e PDBFF agradeço pelo apoio e excelente infraestrutura e por tudo que aprendi durante esses anos de estudo. À Célia, Viviane, Sílvia e demais funcionários da pós-graduação, pela eficiência e ajuda, principalmente nos prazos finais. Um agradecimento especial à Sandra, Joly, Rafael e Tamashiro (Unicamp); Flavia Costa, Sidney Ferreira, Flavio e Regina Luizão, Jean Marques e Maitê (INPA); John Hay (UnB) e Dadão (de todo lugar). À Tânia e toda equipe do laboratório de solos (INPA). Ao Paulinho, Glauco, Zé e demais professores do EFA-2008, obrigada!!! Um agradecimento especial à Isolde Ferraz, com quem trabalhei durante dois anos e que ajudou com a infraestrutura dos laboratórios e viveiro, pelas discussões sobre as sementes e plântulas, pela amizade e carinho.

Agradeço a todos que me ajudaram em campo e em viveiro: Úrsula, Joninha, Antonio (cachorrinho), Katia, Mariana, Serginho, Tiago, Ivan, Sarah, Duka, Meire, Débora, Stefani, Ely e Sr. Raimundo.

À família PDBFF, sem vocês nada disso seria possível: Zé (mais uma vez), Rosely, Ary, Adriane, Cleo, Angelita, Antonio “Batatinha”, Sr. Antonio Martins, Junior, Jairo, Paulo Apóstolo, Sr. Cardoso, Osmaildo, Luis “Cabocão”, Paulo Lopes, Josimar, Alex, Leo, Ana, Rosinha, Gonçalo, Henrique, Machu Pichu, Emília, Rubim, Thiago Izzo.

Aos queridos colegas de curso: Jana, Daniel, Luiza, Ana, Márcio e todos os demais que não vejo há muito tempo! Aos que, eventualmente, compartilham o laboratório de ecologia: Maíra, Lalá, Pequeno, Julia, Bruno R., Bruno A., Milene, Pedro C., Leandro, Nívea, André, Mauricio, Rafa, Cris B., Chris C., Larissinha, Ligia, Vivi, Leo, Arildo, Pedro E., Carol, Gabi, Anna, Luciana, Ana Paula, Marcelo, Gabriel, Caio e todos os que eu posso estar me esquecendo, afinal, esse número aumenta a cada ano...

Agradeço aos meus professores de Yoga: Alexandre (Jegue), Marconi, Paula, Taís, Marlo e Lia, que me ensinaram a manter a respiração lenta e profunda, a mente quieta, a espinha ereta e o coração tranquilo nas horas mais difíceis. Mesmo não conseguindo fazer isso sempre...

Um agradecimento muito especial ao meu querido amigo Juruna, que participou ativamente em todas as etapas do campo; agradeço pelos ensinamentos sobre as palmeiras, aves, sapos, peixes, árvores, ervas e tudo o mais que tem nessa Amazônia. Agradeço pela companhia, pelas histórias, pelas tantas risadas, pela paciência, pela força e amizade! Valeu mesmo!

Ao Duka, pela participação ativa em quase todas as etapas deste trabalho e agora da minha vida, pela ajuda em campo e na cidade, por valorizar meu trabalho e minhas escolhas. Por me fazer rir sempre... Pelo amor, pela amizade e por tudo o mais...Por fazer a família de Manaus aumentar com Preta e Lampião, os cãezinhos que são a alegria da minha vida!!

À toda minha família maravilhosa, que não caberia aqui se listasse todos... Mas um agradecimento especial a minha mama e pai, que controlam a saudade e me apoiam a continuar a viver tão longe. À Dri e ao tio Lola, que me hospedam com tanto carinho nas minhas “passagens” por Campinas. Aos meus manos queridos e seus pequenos e lindos filhotes. À tia Elô e tio Paulo por toda a força durante todos os meus estudos até aqui. E toda família de sangue e de coração com quem compartilho as coisas boas da minha vida, vocês sabem...

À família de Manaus: Katinha, Paulão, Carolenda, Filhote, Mariana, Bráulio, Nanda, Bah, Jone, Louzinha, Marconi, Carlota, Marina, Alemão, Mário, Flávia, Rosinha, Ana. E todos, queridos amigos, que ainda lutam contra o calor e contra o caos, para ficar mais perto dessa floresta.

Obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
CONSIDERAÇÕES INICIAIS	3
Referências bibliográficas.....	16
CAPÍTULO 1	21
Heterogeneidade ambiental em uma floresta de terra firme na Amazônia Central	21
Resumo	21
Introdução.....	22
Material e métodos	25
Resultados	31
Discussão.....	45
Referências Bibliográficas	48
CAPÍTULO 2	57
Estádios ontogenéticos de três espécies de <i>Oenocarpus</i> (Arecaceae) ao longo de um gradiente topográfico na Amazônia Central.....	57
Resumo	57
Introdução.....	58
Material e métodos	60
Resultados	66
Discussão.....	79
Referências Bibliográficas	84
CAPÍTULO 3	89
Germinação e crescimento inicial de três espécies do gênero <i>Oenocarpus</i> (Arecaceae).....	89
Resumo	89
Introdução.....	90
Material e métodos	92
Resultados	94
Discussão.....	98
Referências Bibliográficas	101
CAPÍTULO 4	105
Estrutura espacial e ontogenética de três espécies de <i>Oenocarpus</i> sp. (Arecaceae) ao longo de um gradiente edafo-topográfico na Amazônia Central.....	105
Resumo	105
Introdução.....	106

Material e métodos	110
Resultados	111
Discussão.....	115
Referências bibliográficas.....	121
Anexo 1	127
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	131
Referências bibliográficas.....	133

RESUMO

As espécies do gênero *Oenocarpus* que ocorrem na Amazônia Central são *O. bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* e apresentam distribuição espacial diferente ao longo do gradiente topográfico da região, caracterizado pelos habitats de baixio, vertente e platô. As plântulas das três espécies são encontradas em todos os habitats. Entretanto, os adultos de *O. bataua* só ocorrem nos habitats de baixio, e os de *O. bacaba* e *O. minor* só são encontrados nas vertentes e platôs. O objetivo geral deste estudo foi descrever a distribuição espacial dos estádios ontogenéticos dos indivíduos de três espécies do gênero *Oenocarpus* e entender como estes indivíduos são afetados pelos fatores abióticos que caracterizam os habitats de baixio, vertente e platô na Amazônia Central. Em campo foram instaladas 72 parcelas de 5x50 m nos baixios, vertentes e platôs em três reservas de floresta contínua pertencentes à Área de Relevante Interesse Ecológico do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestas (PDBFF), a cerca de 80 Km de Manaus, AM. Os habitats se diferenciam pelas características edáficas, principalmente textura e teor de água do solo. A abertura de dossel variou pouco entre os habitats. Foram determinados cinco estádios ontogenéticos para as três espécies: plântula, infante, juvenil, adulto imaturo e adulto reprodutivo. A distribuição espacial das espécies não foi correlacionada com nenhuma das variáveis edáficas, exceto *O. bataua*, que apresentou correlação positiva com o teor de água do solo a partir do estágio de juvenil. Este estudo permite afirmar que diferenças no ambiente físico da Amazônia Central podem ser importantes em escala local para a distribuição de palmeiras. Embora somente alguns estádios ontogenéticos das três espécies tenham respondido às características edáficas, a segregação espacial entre os habitats é evidente e a relação entre cada espécie e o ambiente varia com o desenvolvimento ontogenético, como uma forma de segregação de nichos em escala local, visível nos indivíduos adultos destas espécies co-genéricas.

Palavras-chaves: Palmeiras, Estrutura de População, Ontogenia, Plântula

ABSTRACT

The species of the genus *Oenocarpus* occurring in Central Amazon are *O. bacaba*, *O. bataua* and *O. minor*. They present a distinct spatial distribution along the topographic gradient of the region, characterized by lowlands, slopes and plateaus. Seedlings of this species are found in all habitats. However, adults of *O. bataua* only occur in lowland habitats and, by instance, *O. bacaba* and *O. minor* are found only in the slopes and plateaus. The aim of this study was to describe the spatial distribution of individuals' ontogenetic stages of three species of the genus *Oenocarpus* and to understand how these individuals are affected by environmental factors that typify the habitats of lowland, slope and plateau in the Central Amazon region. A total of 72 plots of 50x5 m were set up at the three habitats of three continuous forest reserves of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP), located about 80 km from Manaus, AM. The three habitats can be distinguished by some soil characteristics, especially texture and water content. The canopy cover of the three habitats were similar. Five ontogenetic stages were determined for the three species: seedling, infant, juvenile, immature adult and reproductive adult. The patterns of spatial distribution for the three species was not correlated with any of the soil variables, except for juveniles of *O. bataua*, which showed a positive correlated with water content. This study allows us to assert that differences in the physical environment of Central Amazonia may be important on a local scale for the distribution of palms trees. Although only some ontogenetic stages of three species have responded to the soil characteristics, spatial segregation amongst habitats was evident and the relationship between each species and the environment varies accordantly to the ontogenetic development, as a niche segregation form on a local scale, visible in adults of this co-generic species.

Key-words: Palms, Population Structure, Ontogeny, Seedling

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

O gradiente topográfico e os fatores edáficos podem ser importantes para entender a distribuição espacial das plantas (Kahn, 1987; Clark *et al.*, 1999; Svenning, 1999) e as alterações em suas taxas de recrutamento e mortalidade ao longo do tempo (Howe & Miriti, 2004). A estrutura das populações de plantas pode ser definida de acordo com a idade, estádios ontogenéticos, tamanho (Weiner & Solbrig, 1984) e distribuição espacial dos indivíduos (Hutchings, 1997). Porém, nem sempre há uma relação óbvia entre a distribuição e composição de espécies de um determinado local e sua topografia, indicando que somente a topografia não é suficiente para determinar a distribuição espacial de determinado táxon (Vormisto *et al.*, 2004). Muitas vezes a topografia por si só não exerce influência direta nas plantas, mas atua em conjunto com outras variáveis ambientais, como a drenagem de água, a geomorfologia das encostas, a exposição a diferentes camadas de sedimento e o perfil da floresta (Vormisto *et al.*, 2004). A topografia, como fonte de heterogeneidade ambiental, cria microhabitats que promovem diferenças nas taxas de sobrevivência, crescimento e reprodução das plantas (Pacheco, 2003). Essa heterogeneidade ambiental, somada às diferenças morfo-fisiológicas das espécies, promove mudanças na composição e abundância das espécies ao longo de gradientes ambientais, como, por exemplo, em gradientes de inundação (Junk, 1989), edáficos ou topográficos (Clark *et al.*, 1995).

As palmeiras (Arecaceae) são importantes por afetarem o perfil vertical das florestas (Kahn, 1987), pelos diversos recursos que oferecem para a fauna (Gomes-Silva *et al.*, 2004) e pelos múltiplos usos que muitas populações humanas fazem delas (Bernal *et al.*, 1991). Além disso, as palmeiras constituem um elemento característico nas

florestas tropicais (Kahn & De Granville, 1992) e é comum tornarem-se dominantes em determinados tipos de habitats. Por exemplo, diferentes espécies de palmeiras podem ser associadas ao gradiente edafo-topográfico das florestas de terra firme da Amazônia Central, dividido em baixio, vertente e platô (Chauvel *et al.*, 1987).

O sub-bosque das florestas de terra firme na Amazônia Central é dominado por palmeiras acaules, embora aquelas com estipe também ocorram em abundância, como as pertencentes ao gênero *Oenocarpus*, especificamente, *O. bacaba* Mart., *O. bataua* Mart e *O. minor* Mart. Entretanto, analisando os habitats baixio, vertente e platô, podem ser notadas diferenças na distribuição dos indivíduos destas espécies em diferentes fases da vida ou estádios ontogenéticos. Enquanto os adultos de *O. bacaba* e *O. minor* são encontrados nos habitats de platô e vertente, adultos de *O. bataua* ocorrem exclusivamente nas áreas de baixio (Ribeiro *et al.*, 1999). Por outro lado, plântulas e juvenis de *O. bacaba* e *O. bataua* parecem ocorrer tanto no baixio como no platô (observ. pessoal). Este mesmo padrão de distribuição foi encontrado na Amazônia Peruana, com o registro de ocorrência de plântulas e juvenis de *O. bataua* nas áreas de terra firme e os adultos nas áreas irregularmente inundadas pela chuva (Kahn & de Granville, 1992). Mesmo considerando o decréscimo do número de plântulas até a fase adulta devido à mortalidade diferenciada dos indivíduos, a aparente ausência dos indivíduos adultos de *O. bacaba* e de *O. minor* nos baixios e de *O. bataua* nos platôs, leva à questão sobre que fator(es) limitam o estabelecimento de adultos ao longo do gradiente topográfico.

Objetivos

O objetivo geral deste estudo foi descrever a distribuição espacial dos estádios ontogenéticos dos indivíduos de três espécies do gênero *Oenocarpus* e entender como estes indivíduos são afetados pelos fatores abióticos que caracterizam os habitats de baixio, vertente e platô na Amazônia Central.

A hipótese a ser testada é de que a distribuição espacial dos diferentes estádios ontogenéticos de cada espécie esteja associada com os fatores abióticos que caracterizam e diferenciam os habitats. É esperado que os indivíduos da espécie *Oenocarpus bataua* apresentem menor correlação entre o número de indivíduos e as características relacionadas às vertentes e aos platôs a partir de um determinado estágio de vida. A espécie parece apresentar tolerância à inundação e a presença de indivíduos jovens de *O. bataua* nas vertentes e platôs indica que o estabelecimento inicial ocorre mas pode não se manter por restrição de umidade nessas áreas ou por exclusão por competição com outras espécies. Com relação aos indivíduos de *O. bacaba* e *O. minor*, espera-se que apresentem menor correlação entre o número de indivíduos e as características relacionadas aos baixios a partir de um determinado estágio de vida, pois os frutos dessas espécies podem chegar aos baixios rolando desde as áreas de platôs e vertentes para as áreas mais baixas. Nesse caso, as espécies não cresceriam nos baixios por não apresentarem tolerância à inundação a partir de um determinado estágio de vida. Os fatores limitantes relacionados aos habitats seriam, portanto, responsáveis pela distribuição espacial diferencial das espécies ao longo do gradiente topográfico e de seus estádios ontogenéticos.

Este trabalho foi dividido em quatro capítulos: O primeiro descreve as diferenças nas características do solo e na cobertura da vegetação entre os habitats (baixio, vertente e

platô) e avalia as diferenças entre as três áreas de estudo. O segundo capítulo descreve os estádios ontogenéticos das três espécies e avalia as características morfológicas que variam entre os estádios e entre as espécies. O terceiro capítulo descreve os experimentos realizados em viveiro para avaliar a germinação e o crescimento inicial das três espécies sob diferentes tratamentos. O quarto capítulo descreve a relação entre o número de indivíduos de cada espécie e as características abióticas mensuradas em campo; e como essa relação muda com o desenvolvimento das espécies.

O gênero Oenocarpus

As palmeiras constituem uma grande família botânica com cerca de 200 gêneros e 2000 espécies (Uhl & Dransfield, 1987). O gênero *Oenocarpus* faz parte da subfamília Arecoideae, uma das seis subfamílias que compõem a família Arecaceae. Esta subfamília possui seis tribos e o gênero *Oenocarpus* faz parte da tribo Areceae (Uhl & Dransfield, 1987).

Atualmente *Oenocarpus* é constituída de oito (Balick *et al.*, 1982) ou nove espécies (Uhl & Dransfield, 1987). Essa divergência ocorre porque alguns autores mantêm os gêneros *Jessenia* H. Karst. e *Oenocarpus* Mart. separados (Balick *et al.*, 1982), como parte do complexo *Jessenia-Oenocarpus* (Balick *et al.*, 1982), diferenciando-os por *Oenocarpus* apresentar face abaxial das folhas com cerosidade esbranquiçada, flores estaminadas com seis estames e endosperma da semente homogêneo, enquanto que *Jessenia* possui folhas com face abaxial com pequenos tricomas brancos, flores estaminadas com nove a 20 estames e endosperma ruminado (Uhl & Dransfield, 1987). Nesse caso, *Jessenia* é um gênero com apenas uma espécie: *J.*

bataua Mart. (Burret) (Balick *et al.*, 1982). Outros autores consideram *Oenocarpus* e *Jessenia* como um único gênero, dentro de *Oenocarpus* Mart. (Bernal *et al.*, 1991; Henderson *et al.*, 1995; Henderson, 1999), sendo *Jessenia* considerada apenas uma sinonímia de *Oenocarpus* (Henderson *et al.*, 1995; Henderson, 1999, Missouri Botanical Garden, 2010). Neste caso, as espécies caracterizam-se pela face abaxial da folha esbranquiçada a acinzentada, independente desta característica ser causada pela presença de cera (como *O. bacaba* e *O. minor*) ou de tricomas (como *O. bataua*) (Henderson, 1999). Além disso, a natureza do endosperma da semente (homogêneo ou ruminado) para estes autores não é uma característica consistente em nível de gênero ou espécie para a taxonomia de palmeiras (Bernal *et al.*, 1991; Henderson, 1999).

As espécies do gênero *Oenocarpus* caracterizam-se por apresentar um porte médio a grande, com estipe solitário ou cespitoso, visualmente anelado e de coloração marrom a cinza. As folhas são pinadas (simples apenas em uma espécie *O. simplex*), com a bainha aberta ou formando uma coroa parcial na maioria das espécies. Os folíolos são numerosos e podem estar irregular ou regularmente espaçados e podem estar dispostos no mesmo plano ou em planos diferentes ao longo da ráquis. Geralmente são lineares e com a face abaxial esbranquiçada a acinzentada. As inflorescências surgem abaixo das folhas e possuem ramificações de uma ordem (exceto em *O. simplex*, em que é bifurcada). Os longos pedúnculos florais são dispostos muito próximos, lembrando um rabo-de-cavalo, característica que distingue facilmente o gênero (Henderson *et al.*, 1995).

O gênero se distribui pela América do Sul e Norte da América Central, sendo que somente três espécies ocorrem além da região amazônica (Henderson *et al.*, 1995). A maior concentração de espécies ocorre na Amazônia Colombiana. De maneira geral, as

espécies do gênero ocupam até 1000 m de altitude nos Andes e pelo menos 700 m nas terras altas das Guianas (Henderson *et al.*, 1995).

As espécies de *Oenocarpus*, de maneira geral, são usadas no preparo de um suco extraído da polpa dos frutos, denominado de “vinho” pelas populações locais (*Oenocarpus* significa “fruta de vinho”) (Henderson *et al.*, 1995). A proteína presente na polpa dos frutos é comparável em qualidade à proteína animal (Balick *et al.*, 1982) e por este motivo a domesticação das espécies foi recomendada (National Academy of Sciences, 1975). Além disso, os frutos das espécies de *Oenocarpus* também são consumidos por grande número de animais como aves, macacos e roedores (Gomes-Silva *et al.*, 2004). Estes animais podem agir também como dispersores das sementes, principalmente os tucanos (Ramphastidae), que chegam a remover cerca de 80% dos frutos de *O. bacaba* (Zaminelli, 2006).

As espécies estudadas

1. *Oenocarpus bacaba* Mart. ocorre na Amazônia, principalmente na Bolívia, Peru, Colômbia, Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa e Brasil. No Brasil, ocorre nos estados do Pará, Amapá, Amazonas e Roraima (Missouri Botanical Garden, 2010), possui estipe solitário, com 15 a 25 cm de diâmetro e até 20 m de altura. As folhas são geralmente espaçadas de forma irregular com até 6 m de comprimento, com 75 a 115 folíolos em cada lado, ordenados de forma irregular, agrupados a cada dois a sete folíolos e em diferentes planos ao longo da ráquis (Bernal *et al.*, 1991). Os indivíduos fazem parte de florestas sempreverdes, em terras baixas e altas (50 a 1000 m de altitude). As sementes da espécie possuem o endosperma homogêneo (Bernal *et al.*, 1991). É popularmente

conhecida como bacaba (Brasil), manoco, milpesillo (Colômbia), comou (Guiana Francesa), lu (Guiana Inglesa), ungurau (Peru), koemboe (Suriname) e seje pequeño (Venezuela) (Henderson *et al.*, 1995). *O. grandis* Burret e *O. bacaba* var. *grandis* ((Burret) Wess.) são sinônimas botânicas de *O. bacaba* (Missouri Botanical Garden, 2010). A espécie é polinizada por besouros, apresenta baixa sincronia e grande duração na floração em comparação com outras espécies de palmeiras polinizadas por outros insetos (Henderson *et al.*, 2000). Durante 40 meses de observação, a espécie apresentou um pico floração na época seca (julho a setembro) durante o primeiro ano de observação e floração em menores intensidades nos anos seguintes (Henderson *et al.*, 2000), o que concorda com a informação de que muitas palmeiras apresentam reprodução supra anual e irregular (Henderson, 1995)

2. *Oenocarpus bataua* Mart. distribui-se amplamente pela Amazônia (Bolívia, Colômbia, Peru, Equador, Venezuela, Guiana, Guiana Francesa, Trinidad e Tobago e Brasil) (Missouri Botanical Garden, 2010). Possui estipe com até 26 m de altura e 15 a 45 cm de diâmetro. Folhas com até 8 m de comprimento, bainha com fibras negras e longas, 65 a 100 folíolos esbranquiçados na face abaxial, dispostos de forma regular e no mesmo plano em cada lado da ráquis (Henderson *et al.*, 1995). Ocorre em ambientes florestais, preferencialmente encharcados, tanto em terras baixas como em terras altas, (de 50 a 500 m de altitude). O endosperma da semente é ruminado (Bernal *et al.*, 1991). São reconhecidas duas variedades da espécie, *O. bataua* var. *bataua* e *O. bataua* var. *oligocarpa*, que diferem entre si por uma pequena variação nas inflorescências masculinas, além de terem distribuição distinta na Amazônia (Henderson, 1997), porém, com sobreposição de ocorrência na Venezuela (Missouri Botanical Garden, 2010). Para a

espécie *O. bataua* var. *bataua* foi relatada a ocorrência em baixios e também em platôs em floresta de terra firme da Amazônia Peruana (Vormisto *et al.*, 2004) e Equatoriana (Svenning 1999). É popularmente conhecida como batauá, patauá (Brasil), milpesos, seje (Colômbia), trupa (Colômbia, Panamá), chapil (Equador), patawa (Guiana Francesa), turu (Guiana), ungurau (Peru), komboe (Suriname), yagua (Trinidad) e aricaguá (Venezuela) (Henderson *et al.* 1995). Na Amazônia Central, nas áreas de estudo do PDBFF, os trabalhos fitodemográficos realizados não fazem distinção entre as duas variedades (Nee, 1995), portanto não se sabe qual das variedades pode ser encontrada nessas áreas.

Durante 40 meses de observação, a espécie apresentou picos de floração em períodos diferentes. No primeiro ano de observação, foi observada floração no fim da época chuvosa e na época seca (março a setembro). No segundo ano foi observada floração menos intensa de janeiro a setembro. E no terceiro ano foi observado um pico de floração na época chuvosa (fevereiro a abril) (Henderson *et al.*, 2000), o que concorda com a informação de que muitas palmeiras apresentam reprodução supra anual e irregular (Henderson, 1995)

3. *Oenocarpus minor* Mart. (bacabinha) ocorre na Amazônia Central e Ocidental, na Colômbia, Peru, Venezuela e Brasil. No Brasil ocorre nos estados do Pará, Amazonas e Rondônia (Missouri Botanical Garden, 2010). O estipe pode ser solitário ou cespitoso, com 2 a 8 m de altura e até 7 cm de diâmetro. As folhas apresentam de 50 a 70 folíolos em ambos os lados da ráquis e são ordenados de forma regular e no mesmo plano, ou ocasionalmente formando grupos de dois a três folíolos. Ocorre em terras baixas e em solos não inundáveis (Henderson *et al.*, 1995). Balick *et al.* (1982) reconheceram duas subespécies de *O. minor* que não são reconhecidas por outros autores (Bernal *et al.*,

1991). As subespécies *O. minor* subsp. *minor* e *O. minor* subsp. *intermedius* se distinguem pelo hábito solitário (subsp. *minor*) e cespitoso (subsp. *intermedius*), pelo número de ráquias (25-35 em subsp. *minor* e 54-72 em subsp. *intermedius*), embora essas características não sejam consistentes para a distinção das duas subespécies, as quais ocorrem em simpatria na Amazônia Colombiana (Bernal *et al.*, 1991). Na Amazônia Central, nas áreas de estudo do PDBFF, os trabalhos fitodemográficos realizados não fazem distinção entre as duas variedades (Nee, 1995). Durante 40 meses de observação, a espécie apresentou eventos de floração em diferentes intensidades durante os meses de setembro a janeiro, sem nenhum evento de floração na época seca (Henderson *et al.*, 2000).

Área de estudo

O Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) é uma parceria binacional entre o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e o Smithsonian Tropical Research Insititute (STRI) que, desde 1979, reúne informações sobre o efeito da fragmentação em floresta de terra firme. O projeto possui uma área total de 1000 km², entre fragmentos experimentais de 1, 10 e 100 ha, além de reservas de floresta contínua que, geralmente são utilizadas como áreas controle pela maioria das pesquisas realizadas na região. Mais informações sobre o projeto e resultados obtidos ao longo dos 30 anos de estudos estão disponíveis no site <http://pdbff.inpa.gov.br/>.

A precipitação anual na região varia de 1900 a 3500 mm, com média de 2200 mm (Laurance, 2001). Há uma estação seca definida por uma precipitação média de até 100 mm/mês que pode iniciar em maio/junho e se estender até outubro/novembro e uma

estação chuvosa de dezembro a abril, com picos de chuvas de fevereiro a março. Entre janeiro de 2009 e fevereiro de 2010, foi registrado na reserva Km 41 quase 2800 mm de precipitação (Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, 2010). A variação topográfica da região é de aproximadamente 80 m (Ranzani, 1980), mas pode chegar a 140 m (Garcia, 2000). O relevo é constituído por áreas de platô, recortadas por uma densa rede de igarapés. Nas áreas de platô, os solos são latossolos amarelos álicos, com alto teor de argila e pobres em nutrientes (Chauvel, 1983). Nas áreas úmidas de baixio os solos possuem grande quantidade de areia (Rankin-de-Merona *et al.*, 1992). As vertentes são as áreas de encosta e apresentam características similares aos platôs nas partes mais altas e aos baixios nas partes mais baixas (Rankin-de-Merona *et al.*, 1992).

Os inventários florísticos realizados nas áreas do PDBFF estimam que haja no mínimo 698 espécies arbóreas nas reservas do PDBFF, com uma média de 280 espécies por hectare (Rankin-de-Merona *et al.*, 1992). O sub-bosque é relativamente aberto e dominado por palmeiras acaule ou em estádios jovens (Scariot, 1996). Foi relatada a ocorrência de 31 espécies da família Arecaceae nas áreas de platôs das reservas de floresta contínua do PDBFF (Scariot, 1999; Henderson *et al.*, 2000). A maioria das espécies de palmeiras são de sub-dossel e, além de *O. bacaba* e *O. bataua*, somente três espécies alcançam o dossel da floresta: *Attalea maripa*, *Euterpe precatoria* e *Socratea exorrhiza* (Scariot, 1999).

Material e métodos

A coleta de dados foi realizada no campo e em experimentos em viveiro. O trabalho de campo foi realizado entre outubro de 2008 e janeiro de 2010 em três reservas da Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) PDBFF (Cabo Frio, Gavião e Km 41), distantes entre si por pelo menos 9 km (Figura 1). Os experimentos em viveiro foram realizados entre maio de 2009 e abril de 2010.

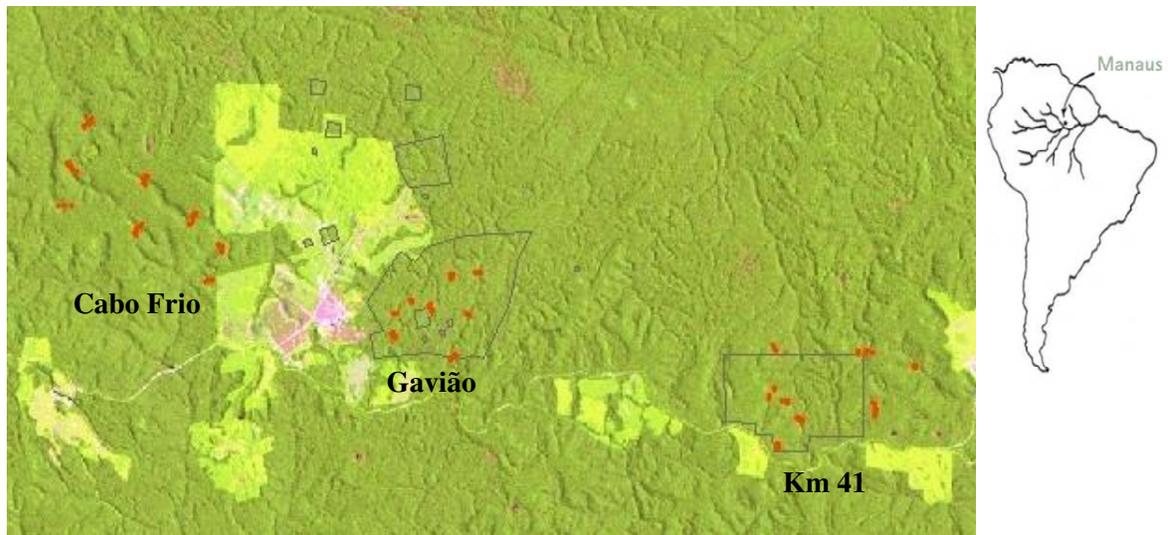


Figura 1. Reservas Cabo Frio, Gavião e Km 41 pertencentes ao PDBFF, a cerca de 80 km ao Norte da cidade de Manaus, em que o estudo foi desenvolvido. Os pontos vermelhos representam cada parcela de 5 x 50m. As áreas mais claras representam as áreas de pastagem e capoeira. Imagem: arquivo PDBFF (<http://pdbff.inpa.gov.br/>) e Carlos da Costa.

Em cada reserva foram estabelecidas 24 parcelas de 50 x 5 m, organizadas em blocos contendo três parcelas: uma em cada um dos habitats baixio, vertente e platô, totalizando 18000 m² (1,8 ha), sendo 6000 m² (0,6 ha) em cada reserva. Em cada parcela foi feito:

1. Caracterização do solo: cada parcela foi dividida em aproximadamente três partes. Em cada terço foi feita a coleta de cinco sub-amostras de 10 cm de profundidade de solo, utilizando-se um trado de solo. As sub-amostras foram misturadas em campo, originando três amostras compostas por parcela. As amostras compostas foram analisadas para determinar o teor de água, granulometria, pH, composição de macro e micro nutrientes
2. Medida de abertura de dossel: utilizando-se a mesma divisão das parcelas para a coleta de solo, foi feita a determinação da abertura da vegetação com fotografias hemisféricas em cada terço da parcela, com o uso de câmera digital e lente “olho de peixe”.
3. Marcação das plantas: Foi feito o levantamento de todos os indivíduos das espécies *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor*. Foram marcados todos os indivíduos das espécies com fichas de alumínio numeradas; foram tiradas medidas de número de folhas expandidas, comprimento da maior folha e da folha mais nova, altura da planta (do solo até o topo das folhas; e do solo até a abertura das folhas, quando havia estipe) e diâmetro do estipe no nível do solo (DAS), quando havia.

Para o conhecimento dos fatores que podem afetar a germinação e para a caracterização das sementes e plântulas das três espécies, foi feita coleta de frutos maduros das espécies, foi realizada a biometria dos frutos e sementes e semeadura em caixas plásticas. As plantas foram regadas a cada dois dias e acompanhadas para a descrição dos processos de germinação e posteriormente, do crescimento das plântulas. Além disso, foram feitos tratamentos para testar se diferentes substratos e diferenças na disponibilidade de água afetam a germinação e o desenvolvimento inicial das plântulas. Os tratamentos para cada espécie foram os seguintes:

- Substrato de granulometria grossa e fina (arenoso e argiloso, respectivamente), cada um com três repetições de 30 sementes.

- Substrato encharcado constantemente e outro não-encharcado, permitindo que a água escoasse por baixo da caixa, cada um com três repetições de 30 sementes. Cada tratamento de granulometria grossa e fina foi cruzado com os tratamentos de encharque e não-encharque. Foram, portanto, quatro tratamentos para cada espécie e 12 tratamentos ao todo, cada um com três repetições de 30 sementes.

Análises

Para os dados de solo foram feitas análises exploratórias (Análise de Componentes Principais - PCA) para resumir a variação dos parâmetros de solo entre as parcelas e determinar se há uma distinção dos habitats em relação ao conjunto das variáveis mensuradas (Capítulo 1). Os dados de abertura de dossel de cada habitat (Capítulo 1), das características de cada espécie (Capítulo 2) e taxa de germinação entre as três espécies e entre os quatro tratamentos (Capítulo 3) foram comparados por gráficos do tipo “box-plots”, em que foram incluídos os intervalos de confiança de 95% ao redor da mediana, que permite a comparação visual entre os tratamentos. A sobreposição dos intervalos de confiança indica que não há diferença significativa entre os tratamentos (McGill *et al.*, 1978).

Para avaliar a diferença no número de indivíduos entre os habitats, foram realizados testes Kolmogorov-Smirnov para avaliar a diferença no número de indivíduos em cada estágio ontogenético entre cada par de habitat para cada uma das três espécies (Capítulo 4). As análises de padrão espacial foram feitas com testes de Mantel total e

parcial, que avalia a correlação entre matrizes de distância euclidiana através do método de permutação (Capítulo 4).

Referências bibliográficas

- BALICK, M. J., ANDERSON, A. B., SILVA, M. F. 1982. Palm taxonomy in Brazilian Amazônia: the state of systematic collections in regional herbaria. **Brittonia**, 34: 463-477.
- BERNAL, R.G., GALEANO, G. & HENDERSON, A. 1991. Notes on *Oenocarpus* (Palmae) in the Colombian Amazon. **Brittonia**, 43: 154-164.
- CHAUVEL, A. 1983. Os latossolos amarelos álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. **Acta Amazonica**, 12 (suplemento): 47-60.
- CHAUVEL, A. LUCAS, Y. & BOULET, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brasil. **Experientia**, 43: 234-240.
- CLARK, D. A., CLARK, D. B., SANDOVAL, R. M. & CASTRO, M. V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distribution of tropical rain forest palms. **Ecology**, 76: 2581-2594.
- CLARK, D.B., PALMER, M.W. & CLARK, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. **Ecology**, 80: 2662-2675.
- GARCIA, J. P. M. 2000. **A geomorfologia como instrumento de identificação de unidades físico-naturais em florestas úmidas**. Tese de doutorado, São Paulo: Universidade de São Paulo.

- GOMES-SILVA, D. A. P., WADT, L. H. O. & EHRINGHAUS, C. 2004. Ecologia e manejo do patauá (*Oenocarpus bataua* Mart.) para produção de frutos e óleo. Rio Branco – AC: EMBRAPA ACRE, 37p.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. 1995. **Field Guide to the palms of the Americas**. Princeton University Press, New Jersey.
- HENDERSON, A. 1997. **Areceaceae**. *In*: Steyermark, J., Berry, P. & Holst, B. (eds.) Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 3 Araliaceae-Cactaceae. Missouri Botanical Garden. p.111-114.
- HENDERSON, A. 1999. A phylogenetic analysis of the Euterpeinae (Palmae; Arecoideae; Areceae) based on morphology and anatomy. **Brittonia**, 51: 106-113.
- HENDERSON, A.; FISCHER, B.; SCARIOT, A.; PACHECO, M.W. & PARDINI, R. 2000. Flowering Phenology of a Palm Community in a Central Amazon Forest. **Brittonia**, 52: 149-159.
- HOWE, H.F. & MIRITI, M.N. 2004. When seed dispersal matters. **Bioscience**, 54: 651-660
- HUTCHINGS, M.J. 1997. The Structure of Plant Populations. *In*: Crawley, M.J. **Plant Ecology**. 2^a ed. Blackwell Science, London, England. 342-348 pp.
- JUNK, W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonia. *In* **Tropical Forest Botanical Dynamics. Speciation and Diversity** (L.B. Holm-Nielsen *et al.*, eds), p. 47–64, London: Academic Press.
- KAHN, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. **Experientia**, 43: 251-259.

- KAHN, F. & DE GRANVILLE, J. J. 1992. Palm in forest ecosystems of Amazonia. Springer-Verlag, Berlin.
- LAURANCE, W.F. 2001. The hyper-diverse flora of the Central Amazon: an overview. *In*: Bierregard, R.O.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E. & Mesquita, R., eds. **Lessons from Amazonia: ecology and conservation of a fragmented forest**. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- MISSOURI BOTANICAL GARDEN, 2010. Disponível em www.mobot.org
- NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES. 1975. **Underexploited Tropical Plants with Promising Economic Value**. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- NEE, M. 1995. **Flora preliminar do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF)**. NYBG & INPA/SI-PDBFF, Manaus, 264p.
- PACHECO, M.A.W. 2003. Effects of flooding and herbivores on variation in recruitment of palms between habitats. **Journal of Ecology**, 89: 358-366.
- PROJETO DINÂMICA BIOLÓGICA DE FRAGMENTOS FLORESTAIS, 2010. **Dados pluviométricos**. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Smithsonian Tropical Research Institute – acessível em <http://pdbff.inpa.gov.br/>
- RANKIN-DE-MERONA, J.M., PRANCE, G.T., HUTCHINS, R.W., SILVA, M.F., RODRIGUES, W.A. & UEHLING, M.E. 1992. Preliminary results of a large-scale tree inventor of upland rain forest in the Central Amazon. **Acta Amazonica**, 22: 493-534.
- RANZANI, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. **Acta Amazonica**, 10: 7-41.

- RIBEIRO, J. E. L. S., HOPKINS, M. J. G., VICENTINI A., SOTHERS C. A., COSTA, M. A. DA S., BRITO, J. M., SOUZA, M. A. D., MARTINS, L. H. P., LOHMANN, L. G., ASSUNÇÃO, P. A. C. L., PEREIRA, E. C., SILVA, C. F., MESQUITA, M. R. & PROCÓPIO, L. C. **Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.** *Manaus: INPA.* 816p. 1999.
- SCARIOT, A.O. 1996. The effects of rainforest fragmentation on the palm community in Central Amazonia. **Tese de Doutorado.** University of California, Santa Bárbara, CA.
- SCARIOT, A. 1999. Forest Fragmentation effects on palm diversity in Central Amazonia. **Journal of Ecology**, 87: 66-76.
- SVENNING, J.C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. **Journal of Ecology** 87: 55-65.
- UHL, N.W., & DRANSFIELD, J. 1987. **Genera Palmarum: A Classification of Palms Based on the Work of Harold E. Moore, Jr.** Allen Press, Lawrence, Kansas.
- VORMISTO, J., TUOMISTO, H. & OKSANEN, J. 2004. Palm distribution pattern in Amazonian rainforest: What is the role of topographic variation? **Journal of Vegetation Science**, 15: 485-494.
- WEINER, J & SOLBRIG, O. T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. **Oecologia** 61:334-336.
- ZAMINELLI, J.C. 2006. Efeito da Fragmentação florestal sobre a dinâmica de dispersão de *Oenocarpus bacaba* Mart. (Arecaceae). **Dissertação de Mestrado.** Manaus: INPA/UA, 53p.

CAPÍTULO 1

Heterogeneidade ambiental em uma floresta de terra firme na Amazônia Central

Resumo

As características de solo e luminosidade são importantes parâmetros para descrever variações no ambiente e muitas vezes se relacionam com padrões de riqueza de espécies, biomassa, diversidade e com a distribuição de populações de plantas. As florestas de terra firme da Amazônia Central dividem-se basicamente em habitats de baixio, vertente e platô. O objetivo deste trabalho foi caracterizar o gradiente edafo-topográfico de três reservas de floresta de terra firme na Amazônia Central, a partir (1) da inclinação das vertentes, (2) das diferenças na composição química, física e no teor de água do solo entre habitats de baixio, vertente e platô e (3) das diferenças na porcentagem de abertura de dossel entre habitats de baixio, vertente e platô a 70 cm e 150 cm de altura do solo. Embora algumas diferenças tenham sido observadas em alguns parâmetros de solo entre os três ambientes, de maneira geral, os habitats de vertente e platô guardam grande similaridade entre si, porém, se diferenciam dos baixios. A luminosidade variou pouco entre os habitats, mas foi maior nos habitats de platô a 70 cm de altura do solo e nos habitats de vertente a 150 cm de altura do solo. As três reservas de estudo apresentaram diferenças significativas em relação ao teor de Mn, capacidade de troca catiônica (CTC) e saturação por alumínio. De maneira geral, os habitats de baixio podem se diferenciar das vertentes e platôs por maior teor de água, menor teor de argila (e, portanto, maior teor de areia), menor saturação por alumínio, maior pH, menor quantidade de Fe e maior quantidades de P.

Introdução

A heterogeneidade ambiental é a variabilidade das propriedades de um sistema no espaço e/ou no tempo (Li & Reynolds, 1995). Resulta da variação de fatores abióticos, embora os organismos (fatores bióticos) possam criar ou influenciar a heterogeneidade abiótica de várias formas (Pickett *et al.*, 2000). Uma grande dificuldade em estudos ecológicos é medir e quantificar os atributos de um habitat (Mitchell, 2005) e dessa forma descrever a heterogeneidade ambiental. Wiens (2000) definiu heterogeneidade como qualquer fator que cause variação nas taxas demográficas de um indivíduo, o que traz vantagens pelo fato de serem efeitos específicos e possíveis de serem medidos.

A heterogeneidade ambiental já foi relacionada com a riqueza de espécies (Ricklefs, 1977), com diversidade biológica (Wilson, 2000) e com taxas vitais das populações, como recrutamento de plântulas (Cintra & Terborgh, 2000). Em todo caso, a escala espacial ou temporal é um parâmetro fundamental para avaliar a presença e os efeitos da heterogeneidade sobre os organismos (Dutilleul & Legendre, 1993). Além disso, a variação nas propriedades do ambiente pode formar padrões diferentes, como gradientes ambientais ou microhabitats com características específicas (Legendre & Fortin, 1989) e a estruturação dos organismos no espaço em função do ambiente pode gerar padrões que também são dependentes da escala (Fortin & Dale, 2005).

A definição das características do ambiente geralmente é feita pela escolha de determinados parâmetros possíveis de serem quantificados e que, sob o ponto de vista do pesquisador, possam influenciar o organismo em estudo (Mitchell, 2005). Qualquer que seja o parâmetro escolhido para descrever a heterogeneidade ambiental, este só será

importante se ocorrer na mesma escala espacial ou temporal em que os organismos em estudo possam responder (Stewart *et al.*, 2000).

As características de solo e topografia são importantes parâmetros para descrever variações no ambiente e muitas vezes se relacionam com padrões de riqueza de espécies (Nichols *et al.*, 1998), biomassa (Laurance *et al.*, 1999), diversidade (Laurance *et al.*, 2010) e com a distribuição de populações de plantas (Itoh *et al.*, 2003). As propriedades do solo são resultantes de cinco fatores: o tipo de rocha-mãe, o clima, os fatores bióticos, a topografia e o tempo em que os fatores e processos agem em sua formação (Smith & Smith, 2003). A topografia, em especial, é um fator que age na formação do solo por afetar a quantidade de radiação solar e de água que penetra a partir de sua superfície (Smith & Smith 2003). Portanto, as propriedades do solo são afetadas pela ação do clima, da radiação, posição topográfica e forma do relevo.

Além das características edáficas, a variação na quantidade de radiação solar que atravessa o dossel da floresta também é uma fonte de heterogeneidade ambiental, promovida pela queda de árvores e abertura de clareiras (Chazdon, 1986). A luz é considerada um dos fatores ambientais que mais afetam o estabelecimento, crescimento e sobrevivência de plantas em florestas tropicais (Poorter, 1998).

A Floresta Amazônica, classificada como floresta ombrófila densa (Veloso *et al.*, 1991), é caracterizada por elevada temperatura (médias anuais de 25° C) e elevada precipitação (Veloso *et al.*, 1991). Em uma escala menor, a floresta Amazônica é um mosaico de tipos distintos de formação florestal, que podem ser divididos em florestas de várzea e igapó, que se localizam a beira dos grandes rios de água barrenta e preta, respectivamente, sendo áreas inundadas periodicamente na época de cheia; e em floresta

de terra firme, localizada nas terras altas e caracterizadas pela ausência de inundação periódica. É nesta última em que se concentra a maior diversidade de espécies da Bacia Amazônica (Ribeiro *et al.*, 1999).

As florestas de terra firme da Amazônia Central são recortadas por uma malha densa de igarapés, que definem basicamente três habitats, platô, vertente e baixio, ao longo da variação microtopográfica que se observa na floresta. Esta variação, mesmo sendo em pequena escala, em média 80 m mas podendo chegar à 140 m (Garcia 2000) é acompanhada por diferenças nas características físicas (Chauvel *et al.*, 1987), composição florística e estrutura da vegetação em cada cota altimétrica (Ribeiro *et al.*, 1999). As áreas de baixio, embora não sofram inundação periódica pela cheia dos rios e igarapés, sofrem inundações irregulares após chuvas por um curto período de tempo (Kahn & De Granville, 1992). São, portanto, habitats mais instáveis em relação ao encharcamento.

Os diferentes habitats da terra firme da Amazônia Central possuem estrutura e características florísticas distintas, que são definidas pelas diferentes características edáficas e topográficas (Ribeiro *et al.*, 1999). Por causa da variação da estrutura da vegetação ao longo do relevo na floresta de terra firme, a luminosidade que penetra no sub-dossel também é afetada (Kahn, 1987), tornando-se mais variável em relação à intensidade e frequência de radiação que chega ao sub-bosque da floresta. Esse processo favorece o aumento da heterogeneidade ambiental. Alguns trabalhos já realizados nas áreas do PDBFF descreveram as características do solo, mas em escala regional e nas parcelas permanentes do projeto fitodemográfico que se concentram em áreas de vertente e platô. Portanto, era necessário realizar um estudo em menor escala e de forma balanceada entre os habitats.

Este trabalho teve como objetivos caracterizar o gradiente edafo-topográfico de três reservas de floresta de terra firme na Amazônia Central, a partir (1) do comprimento e inclinação das vertentes; (2) das diferenças na composição química, física e no teor de água do solo entre os habitats de baixio, vertente e platô; e (3) das diferenças na porcentagem de abertura de dossel entre habitats de baixio, vertente e platô.

Espera-se que (1) os habitats de baixio apresentem uma maior quantidade de areia e de nutrientes em relação aos platôs; e que as vertentes apresentem características intermediárias entre os baixios e os platôs; (2) o teor de água seja maior nas áreas de baixio em relação aos platôs, pela proximidade com o leito dos igarapés; (3) que a abertura de dossel seja maior nas áreas de vertente por causa da inclinação do terreno, seguida dos baixios, por causa da menor densidade de plantas encontradas nesses habitats (Ribeiro *et al.*, 1999) e por último nas áreas de platô, com a menor abertura de dossel; (4) as características de cada habitat sejam mais similares entre si considerando as diferentes reservas de estudo do que entre habitats dentro de uma mesma reserva, tanto em relação às características do solo quanto à abertura de dossel.

Material e métodos

Área de estudo - O trabalho de campo foi realizado na Amazônia Central, em Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE), que recebe o nome e é administrada pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF/INPA/STRI), a cerca de 80 km ao Norte de Manaus-AM (2°25'S, 59°50'O). A ARIE-PDBFF é classificada como Floresta Densa Tropical (PROJETO RADAMBRASIL, 1978) ou Floresta Ombrófila Densa

(Veloso *et al.*, 1991). Apresenta dossel uniforme, de altura média de 30-35 m e emergentes ocasionais com até 55 m.

A precipitação anual na região da Amazônia Central é de aproximadamente 2200 mm e é fortemente sazonal, com uma estação seca que se caracteriza por menos de 100 mm de precipitação por mês durante pelo menos quatro meses (julho a outubro) e uma estação chuvosa de novembro a maio, com picos de chuvas em fevereiro e março (RADAMBRASIL, 1978). Entre janeiro de 2009 e fevereiro de 2010, foi registrado na reserva Km 41 quase 2800 mm de precipitação (Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, 2010). Segundo a classificação de clima de Köppen, a região do estudo está na transição entre o clima do tipo Af e Amw' (RADAMBRASIL, 1978). A principal diferença é que o tipo Amw' apresenta uma estação seca de pequena duração (RADAMBRASIL, 1978). A variação topográfica da região é de aproximadamente 80 m (Ranzani, 1980), mas pode chegar a 140m (Garcia, 2000). O relevo é constituído por áreas de platô, recortadas por uma densa rede de igarapés. Nas áreas de platô, os solos são latossolos amarelos, álicos, com alto teor de argila e pobres em nutrientes (Chauvel, 1983). Nas áreas úmidas de baixio os solos possuem grande quantidade de areia (Rankin-de-Merona *et al.*, 1992). As vertentes são as áreas de encosta e apresentam características similares aos platôs nas partes mais altas e aos baixios nas partes mais baixas (Ribeiro *et al.*, 1999).

Amostragem – Foram amostradas três reservas de floresta contínua, denominadas Cabo Frio, Gavião e Km 41, distantes entre si pelo menos 9 km. Cada reserva possui pelo menos três igarapés de segunda e terceira ordem, que percorrem grande extensão das

áreas. Buscamos padronizar ao máximo as características dos baixios, utilizando apenas os que possuíam o igarapé sombreado.

Foram estabelecidas 24 parcelas de 50 X 5 m em cada uma das três reservas, totalizando 72 parcelas, o que representa uma área amostral de 18.000 m². O comprimento de 50 m das parcelas foi mantido paralelo à margem do igarapé para as parcelas de baixio; e paralelo à curva de nível para parcelas de vertente e platô. As parcelas do baixio foram estabelecidas de forma que ficassem à mesma distância do igarapé e do início das vertentes (no meio do baixio). As parcelas da vertente foram estabelecidas na metade do comprimento medido com a trena (no meio da vertente). As parcelas de platô foram estabelecidas assim que o terreno ficasse plano. Algumas vezes esses locais foram levemente alterados para que as parcelas não fossem estabelecidas em clareiras e troncos grandes caídos. Foi medido o comprimento e inclinação das vertentes a cada 10 m com um clinômetro, que também foi usado para manter o nível do terreno ao longo dos 50 m do comprimento das parcelas, de forma a garantir que estivesse na mesma cota altimétrica.

Para cada parcela de baixio, há uma parcela na vertente e outra parcela no platô adjacente, constituindo um bloco com três parcelas (Figura 1). Buscou-se manter uma distância mínima entre cada bloco de 500 m, exceto entre as parcelas número dois e três do Km 41 (Figura 1).

A direção das vertentes foi padronizada, mantendo-se as parcelas voltadas para a direção Norte ou Noroeste, pois alguns parâmetros do solo podem variar com a posição topográfica e orientação do relevo (Adkison & Gleeson 2004).

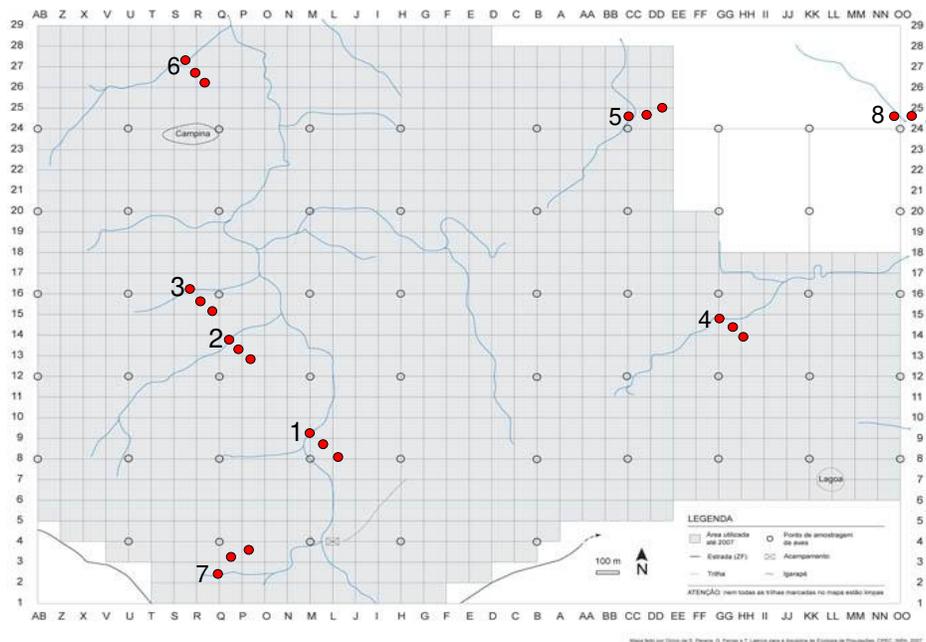


Figura 1. Croquis da reserva do Km 41 (PDBFF), a 80 km ao Norte da cidade de Manaus, onde o estudo foi desenvolvido. Os pontos vermelhos representam cada parcela de 50 x 5 m. Cada número (de um a oito) representa um bloco com três parcelas, com uma parcela em cada habitat (baixio, vertente e platô).

Caracterização do solo - Cada parcela foi dividida em três partes, em cada uma das quais foram coletadas cinco sub-amostras de 10 cm de solo, com um trado de 3 cm de diâmetro. As cinco sub-amostras foram misturadas em campo, originando três amostras compostas por parcela e um total de 216 amostras. A coleta foi feita durante a época seca, entre os meses de agosto e outubro de 2009, em períodos em que não havia chovido por pelo menos 24 horas, para diminuir o efeito da pluviosidade na medida do teor de água. As amostras foram fechadas para não perderem umidade e foram encaminhadas para o INPA em Manaus.

A determinação do teor de água do solo foi feita no Laboratório de Sementes II, da coordenadoria de silvicultura tropical (CPST) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob supervisão da Dra. Isolde Ferraz. Foi calculada a diferença do peso fresco e peso seco de cerca de 10g de amostra recém coletada. A amostra fresca, após pesagem, foi mantida em estufa a 105°C, por três a cinco dias, até a estabilização do peso, medido em balança digital com precisão de 0,001 g. Foi calculada a porcentagem de água contida na amostra fresca pela fórmula: $TA = ((Paf - Pas) / Paf) * 100$, em que: TA = Teor de água (%); Paf = Peso da amostra fresca (g); Pas = Peso da amostra seca (g).

O restante das amostras foi mantido em ambiente aberto durante cerca de quatro dias para secagem, para então serem analisadas no laboratório temático de Solos e Plantas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Em seguida, foram destorroadas e passadas em peneira de 2 mm para separação da matéria orgânica e analisadas para determinar o pH e quantidade dos nutrientes Ca, Mg, K, H, Al, Fe, P, Zn e Mn (respectivamente cálcio, magnésio, potássio, hidrogênio, alumínio, ferro, fósforo, zinco e manganês) de acordo com protocolo EMBRAPA (2009). A determinação da granulometria (teor de areia, silte e argila) baseia-se na velocidade de queda das partículas que compõem o solo. A areia é separada por peneira de 0,053 mm. O material que atravessa a peneira é utilizado para a determinação do teor de argila. O teor de silte é determinado pela diferença entre o teor de areia e argila. O teor de matéria orgânica do solo não foi calculado por causa da necessidade de metodologia diferente e pelo fato de que esse parâmetro é correlacionado com outras variáveis do solo, como pH, textura do solo (Costa *et al.*, 2005) e bases trocáveis (Marques *et a l.*, 2004).

Caracterização da abertura de dossel – Foi usada a mesma divisão das parcelas para a coleta de solo (em três partes). A abertura de dossel foi determinada com fotografias hemisféricas em cada terço da parcela, com uma câmera digital Canon modelo EOS Rebel Xsi e lente “olho de peixe” (4,5 mm). As fotos foram feitas preferencialmente entre os horários de 5:30 a 9:30 e 16:00 a 17:30h, para evitar que raios solares atingissem a lente diretamente. Foram feitas 216 fotos a 70 cm e 216 fotos a 150 cm do solo.

Análises dos dados - Os gráficos foram realizados nos programas SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 2004), BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2009) e Fitopac (Shepherd, 2009). Nos gráficos do tipo “box-plot” foram incluídos os intervalos de confiança de 95% ao redor da mediana, que permite a comparação visual entre os tratamentos. A sobreposição dos intervalos de confiança indica que não há diferença significativa entre os tratamentos (McGill *et al.*, 1978). Para cálculo da média e desvio-padrão dos valores em porcentagem (teor de água, areia, silte, argila, saturação por alumínio e cobertura de dossel) foi feita a transformação dos dados, seguindo a fórmula $p' = \arcsen \sqrt{p}$, em que p = valor da proporção e p' = valor transformado (Zar, 1999). Para a descrição da variação dos parâmetros de solo associados com a fertilidade do solo, foi utilizada a capacidade de troca catiônica ($CTC = K^+ + Mg^{2+} + Ca^{2+} + Al^{3+} + H^+$); e a saturação por alumínio ($Sat.Al = [(Al^{3+} + H^+) / CTC] * 100$) (Laurance *et al.*, 1999). Dessa forma, excluímos os elementos isolados (K, Mg, Ca, Al e H) para evitar a repetição da mesma variável na Análise de Componentes Principais (PCA). Os demais elementos (Fe, Zn, P e Mn) foram analisados isoladamente. A Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada no programa Fitopac (Shepherd, 2009) e teve como objetivo resumir a variação dos parâmetros de solo entre as parcelas e determinar se há uma separação dos habitats em relação ao conjunto das variáveis

mensuradas. As fotografias hemisféricas foram analisadas pelo programa GLA 2.0 (Frazer *et al.*, 1999), que calcula a porcentagem de abertura de dossel através da contagem de “pixels” em cada imagem.

Resultados

Inclinação das vertentes - As vertentes variaram em comprimento de 40 a 290m e em inclinação de 16,45° a 57,50°, sendo que a 50% das vertentes possuem comprimento de até 80m e inclinação de até 29,06°. Vertentes com maior comprimento apresentaram uma tendência de serem menos inclinadas do que vertentes com menor comprimento ($r=-0,666$, $p<0,001$) (Figura 2).

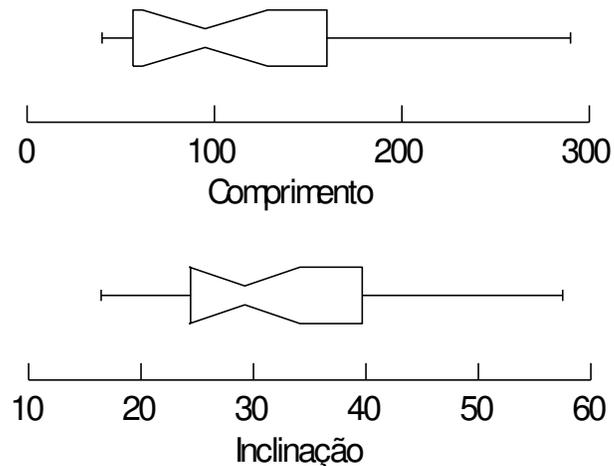


Figura 2. Distribuição do comprimento (m) das vertentes e da inclinação (°) média calculada a partir de medidas a cada 10 m com um clinômetro. Os dados referem-se às 24 vertentes amostradas nas reservas do Gavião, Km 41 e Cabo Frio da ARIE PDBFF. As barras horizontais representam a amplitude total da distribuição (valores mínimos e máximos). Cada caixa representa 50% dos valores centrais da distribuição, limitados pelo primeiro (inferior) e terceiro quartis (superior). A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 95% ao redor da mediana.

O comprimento e inclinação das vertentes diferiram somente entre as reservas Gavião e Cabo Frio (Figura 3). As vertentes da área do Cabo Frio e do Gavião são menos variáveis que as do Km 41 com relação ao comprimento e as vertentes do Cabo Frio são menos variáveis que as demais com relação à inclinação (Figura 3).

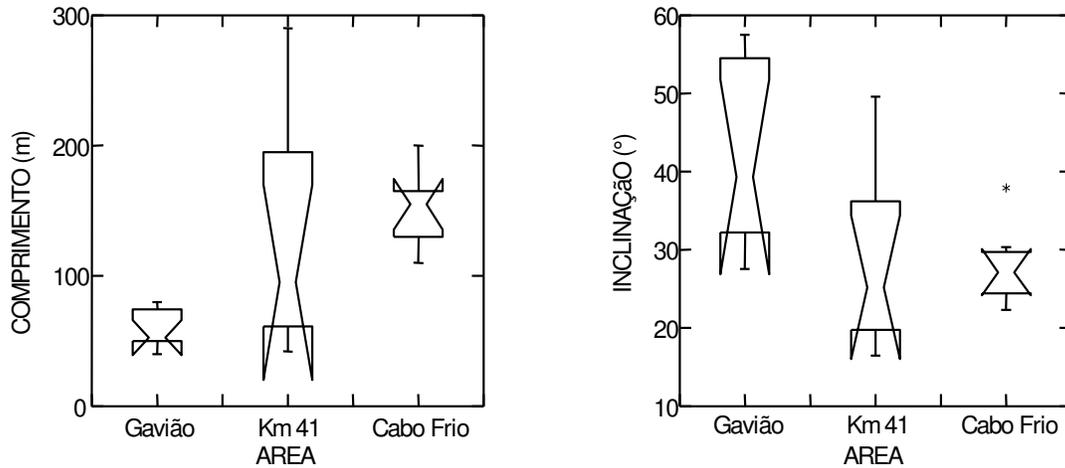


Figura 3. Distribuição do comprimento (m) das vertentes e da inclinação (°) para as reservas do Gavião, Km 41 e Cabo Frio. Os dados referem-se às 24 vertentes amostradas, sendo oito em cada reserva. As barras verticais representam a amplitude total da distribuição (valores mínimos e máximos). Cada caixa representa 50% dos valores centrais da distribuição, limitados pelo primeiro (inferior) e terceiro quartis (superior). A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 95% ao redor da mediana.

Teor de água – Como esperado, o teor de água foi maior nos habitats de baixio, mas não diferiu entre os habitats de vertente e platô (Figura 4). A diferença no teor de água do solo entre as três reservas de estudo foi mais evidente ao analisar o baixio, vertente e platô separadamente. Nas parcelas de baixio das três áreas, não houve diferença no teor de água do solo. Com relação aos habitats de vertente e platô, há diferença entre as

parcelas de vertente das três reservas e entre as parcelas de platô da reserva do Gavião com relação às demais reservas, Km 41 e Cabo Frio (Figura 5). Dentre os habitats de vertente, a reserva do Cabo Frio e do Km 41 possuem os maiores teores de água, seguido da reserva do Gavião, que possui menor teor de água e menor variação entre as parcelas (Figura 5).

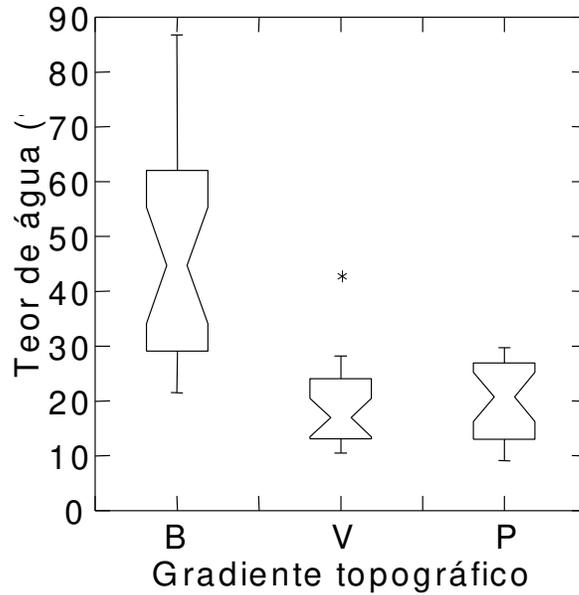


Figura 4. Diferenças no teor de água entre os habitats: B-baixio; V-vertente e P-platô (n = 212). Informações adicionais : ver legenda da figura 3.

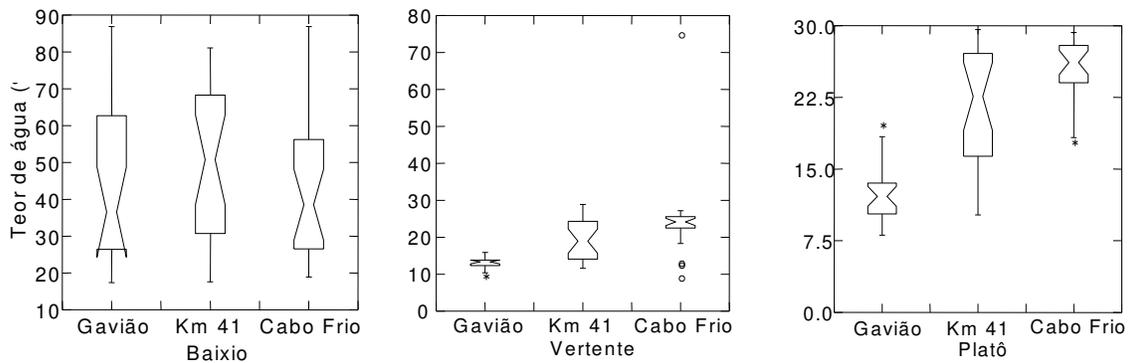


Figura 5. Diferenças no teor de água (%) de cada habitat (baixio, vertente e platô) entre as três áreas de estudo (n = 212). Informações adicionais : ver legenda da figura 3.

O teor de água do solo nos habitats de vertentes está correlacionado negativamente com a inclinação das vertentes (Figura 6; $r^2=0,3243$; $p<0,0001$). Em vertentes mais inclinadas, o teor de água do solo tende a ser menor que em vertentes menos inclinadas (Figura 6).

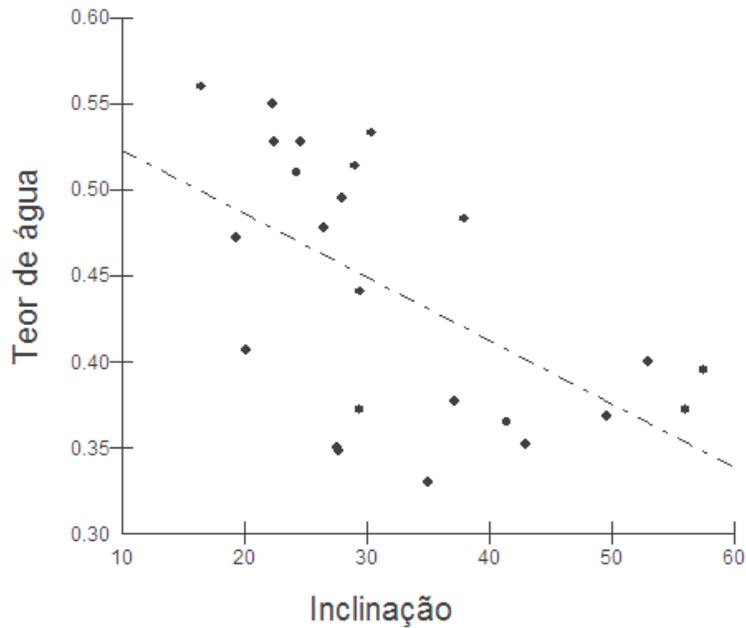


Figura 6. Relação entre teor de água do solo e a inclinação média (°) nas vertentes amostradas ($n=24$; $r^2=0,324$; $F= 10,557$; $p<0,0001$; equação da reta: $Y=0,56 - 0,008X$).

Análises físicas do solo - O teor de silte foi similar entre os três habitats, porém, apresentou maior variação nos habitats de baixio (Figura 7). Nos baixios o teor de areia foi, em média, 38% e 45% maior em relação às vertentes e aos platôs, respectivamente (Figura 7). Para os habitats de platô, o teor de argila foi, em média, 8% e 70 % maior em relação às vertentes e baixios, respectivamente (Figura 7). O teor de areia e argila difere entre as três reservas de estudo, independente do habitat (baixio, vertente e platô), enquanto que o teor de silte permanece o mesmo nas três reservas (Figura 8). Para os

teores de areia e argila, as três reservas apresentaram resultados diferentes (Figura 8). A reserva do Gavião apresentou 21% e 50% a mais de areia em relação ao Km41 e Cabo Frio, respectivamente. Além disso, apresentou menor variação no teor de areia e argila em comparação com as demais reservas. A reserva do Cabo Frio apresentou grande amplitude de variação no teor de areia e argila; e teor de argila 28% e 50% maior em relação ao Km 41 e Gavião, respectivamente (Figura 8).

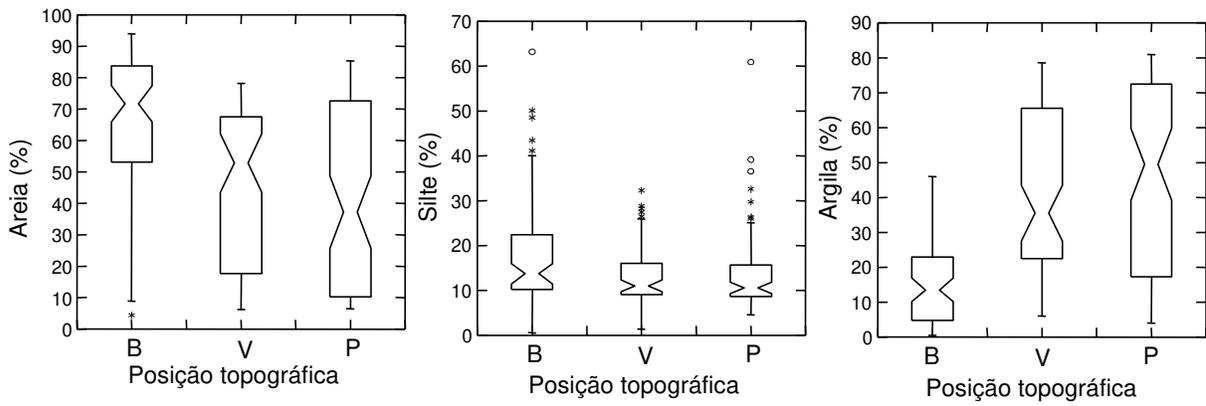


Figura 7. Diferença na quantidade de **A.** Areia; **B.** Silte e **C.** Argila entre os habitats baixo (B), vertente (V) e platô (P) das reserva do Gavião, Km 41 e Cabo Frio (n = 212). Informações adicionais : ver legenda da figura 3.

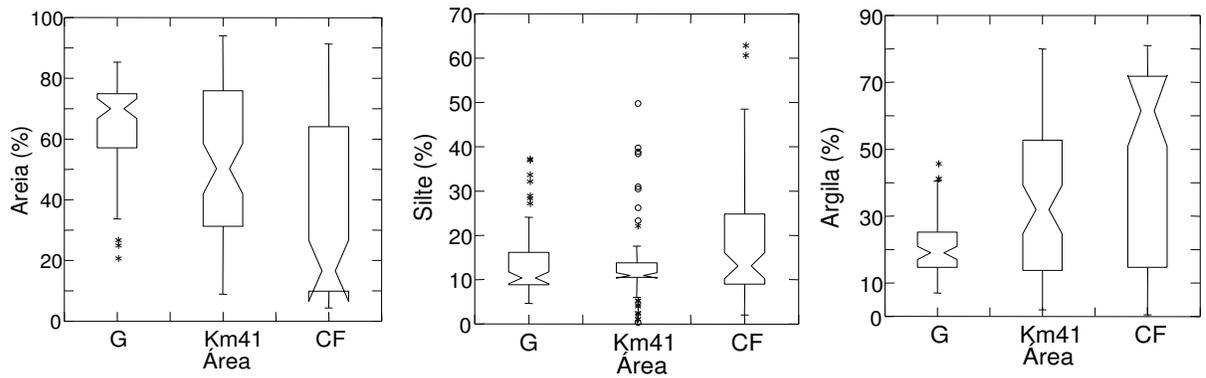


Figura 8. Diferença na quantidade de **A.** Areia; **B.** Silte e **C.** Argila entre as três reservas de estudo G=gavião, Km41=Km 41 e CF=Cabo Frio (n = 212). Informações adicionais: ver legenda da figura 3.

Análises químicas do solo - Todos os parâmetros químicos de solo foram similares entre os habitats de vertente e platô. A concentração de Zn, Mn e CTC foram similares entre os três habitats, porém, apresentaram maior variação nos habitats de baixio (Figura 9). A saturação por alumínio, pH, concentração de Fe e P foram diferentes entre os habitats de baixio e as vertentes e platôs (Figura 9).

As três áreas de estudo (Gavião, Km 41 e Cabo Frio) apresentaram características similares em relação ao P, pH e Zn (Figura 10). A reserva Km 41 apresentou teor de Fe levemente maior que as demais. A reserva Cabo Frio apresentou menor valor para a saturação por alumínio em comparação com as demais reservas (Figura 10). Para os outros parâmetros químicos avaliados, o Km 41 apresentou os maiores valores de Mn e CTC. Em seguida, a reserva Cabo Frio apresentou valores intermediários de Mn e os menores valores de CTC em relação às demais reservas. A reserva Gavião apresentou valores intermediários de CTC e os menores teores de Mn (Figura 10).

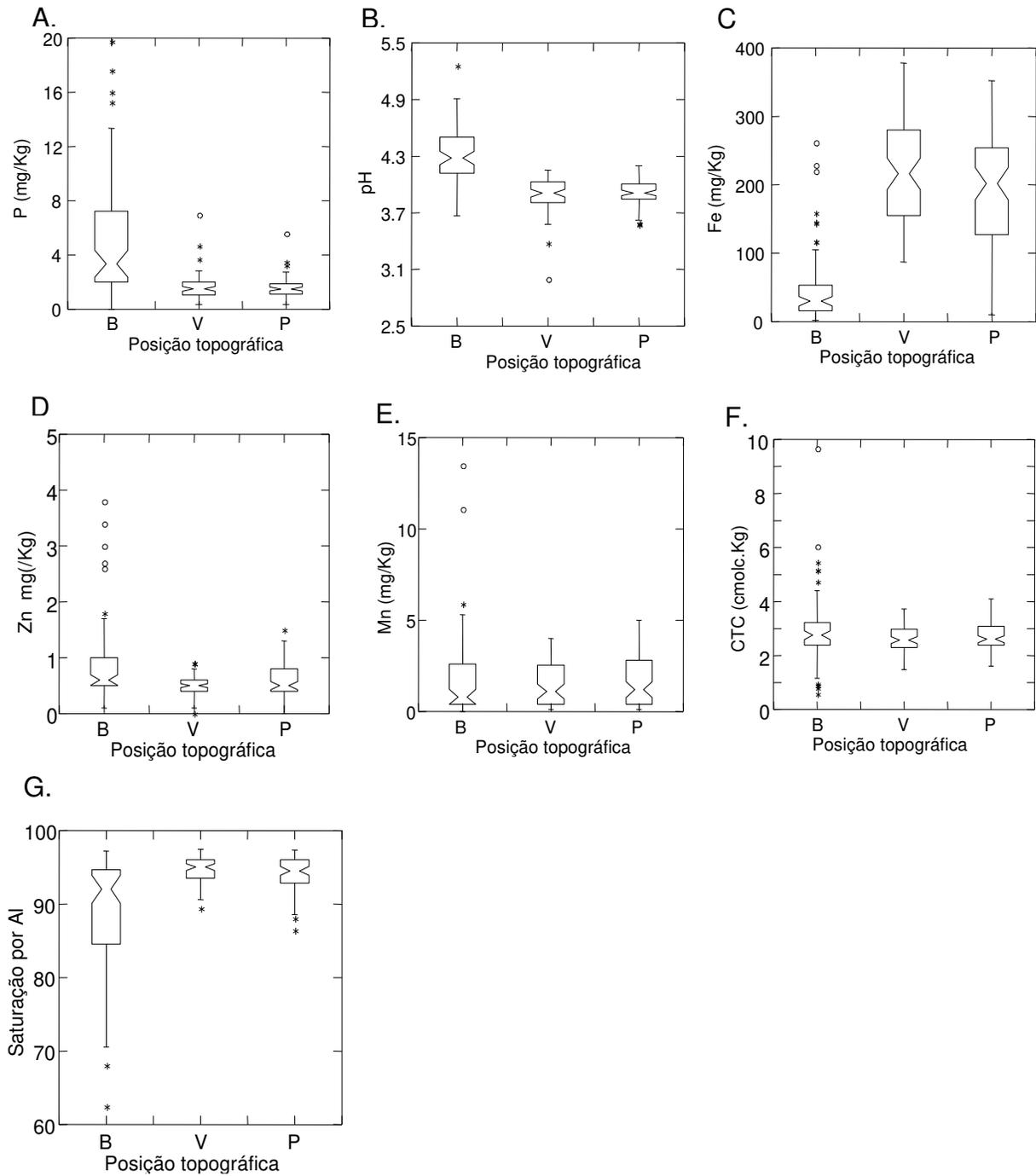


Figura 9. Diferença na quantidade de **A.** P; **B.** PH; **C.** Fe; **D.** Zn; **E.** Mn; **F.** CTC e **G.** Saturação por alumínio, entre os habitats Baixo (B), vertente (V) e platô (P) nas reservas do Gavião, Km 41 e Cabo Frio (n = 212). Informações adicionais : ver legenda da figura 3.

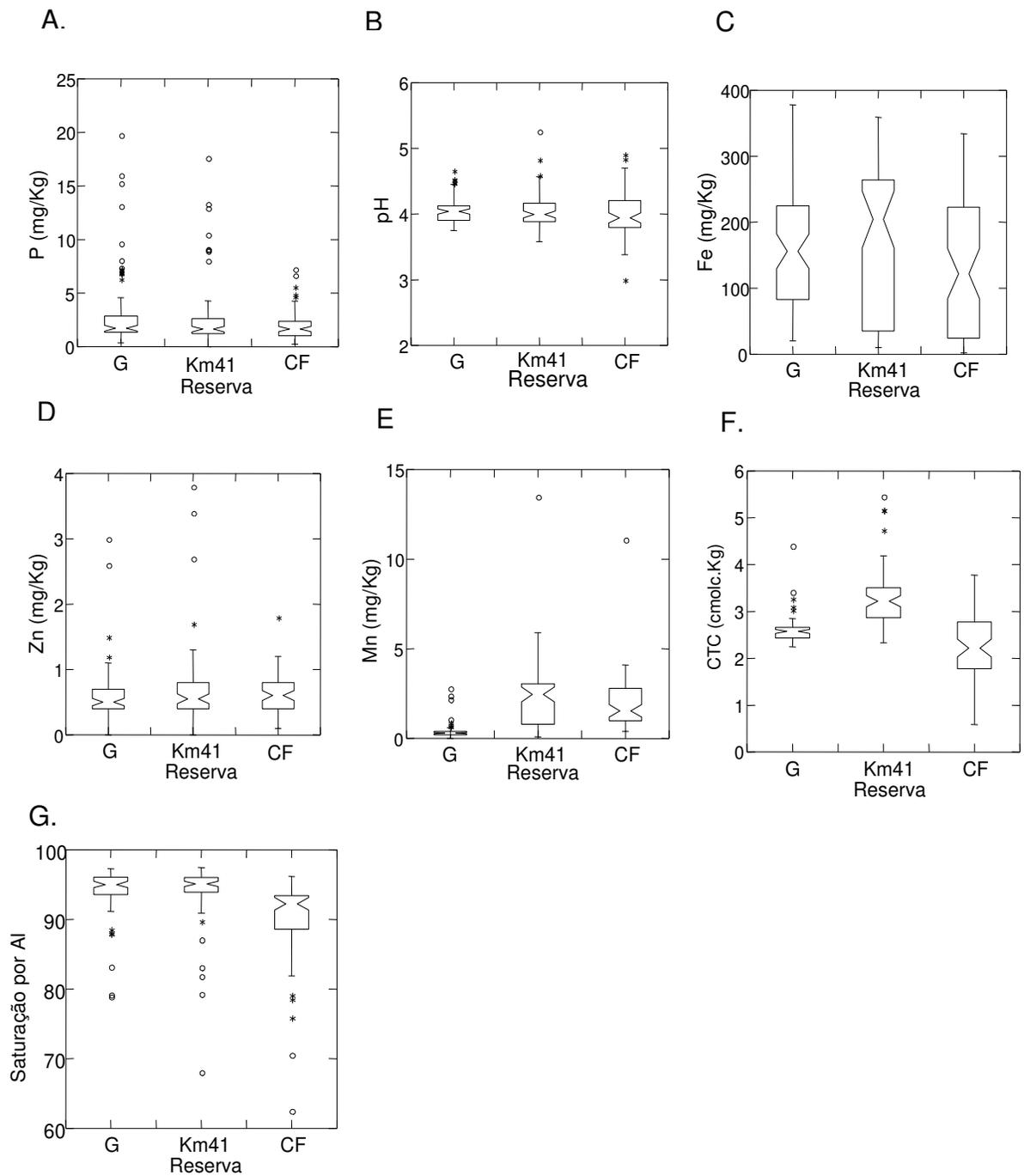


Figura 10. Diferença na quantidade de **A. P**; **B. PH**; **C. Fe**; **D. Zn**; **E. Mn**; **F. CTC** e **G. Saturação por alumínio**, entre as três reservas de estudo G=gavião, Km41=Km 41 e CF=Cabo Frio (n = 212). Informações adicionais : ver legenda da figura 3.

Análise Multivariada – A análise de componentes principais (PCA) captou 30,40% da variação entre as amostras no primeiro eixo da ordenação, enquanto que o segundo eixo, ortogonal ao primeiro, captou 25,39% da variação (Figura 11).

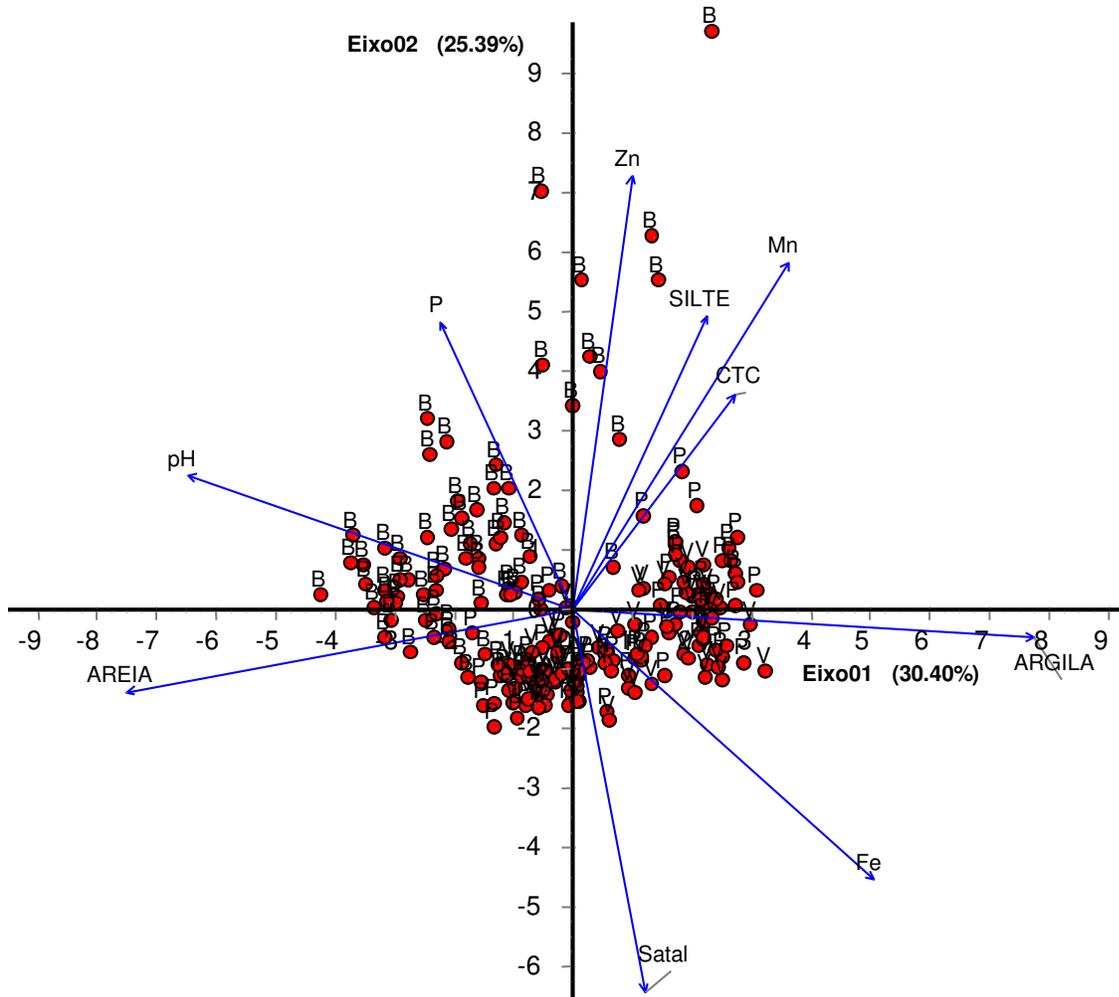


Figura 11. Gráfico de dispersão das amostras de solo em cada habitat: B-baixio, V-vertente e P-platô em relação às variáveis de solo: pH; P-fósforo; Fe-ferro; Zn-zinco; Mn-manganês; areia; silte; argila; CTC-capacidade de troca catiônica e Satal-saturação por alumínio (n = 212).

A direção dos vetores indica se a correlação da variável com os eixos é positiva ou negativa (Figura 11; tabela 1). A argila foi a variável com maior correlação com o componente principal (eixo 1), seguida por areia, pH e Fe (Tabela 1). Argila e areia estão negativamente correlacionadas ($r=-0,94$; $p<0,001$). O eixo 2, em ordem decrescente de correlação, esteve mais associado ao Zn, saturação por alumínio, Mn, silte e P (Figura 11; tabela 1).

Tabela 1. Correlação entre as variáveis químicas e físicas do solo e o eixos 1 e 2 da ordenação por Análise de Componentes Principais. Os valores de correlação positiva ou negativa acima de 0,6 estão em negrito.

Variáveis	PCA 1	PCA 2
PH	-0,7653	0,2454
P	-0,2663	0,5222
Fe	0,5993	-0,4894
Zn	0,1190	0,7880
Mn	0,4269	0,6323
Areia	-0,8895	-0,1512
Silte	0,2669	0,5345
Argila	0,9174	-0,0505
CTC	0,3209	0,3899
Satur.Al	0,1431	-0.6949
Var. explicada	30,40%	25,39%

Pelo fato dos componentes serem independentes entre si, cada um está associado a um conjunto de variáveis responsável pela maior parte da variação entre as amostras. Pelo componente principal (eixo 1), os habitats de baixios diferenciam-se das vertentes e

platôs, principalmente, por apresentarem maior teor de areia (portanto menor teor de argila), pH menos ácido e menor concentração de Fe (Figura 11). A ordenação das amostras ao longo do segundo eixo indica que os habitats de baixios possuem maior quantidade de Zn, Mn, silte, P e menor saturação por alumínio (Figura 11). Os habitats de baixios são mais heterogêneos em relação às vertentes e platôs, pela maior dispersão dos pontos ao longo dos eixos (Figura 11).

A posição de cada amostra ao longo dos eixos de ordenação é determinada pelo valor dos escores, que representam a associação entre as variáveis e as amostras. Dessa forma, os escores podem ser utilizados para diferenciar os habitats, a partir do conjunto de variáveis associado a cada eixo (Figura 12).

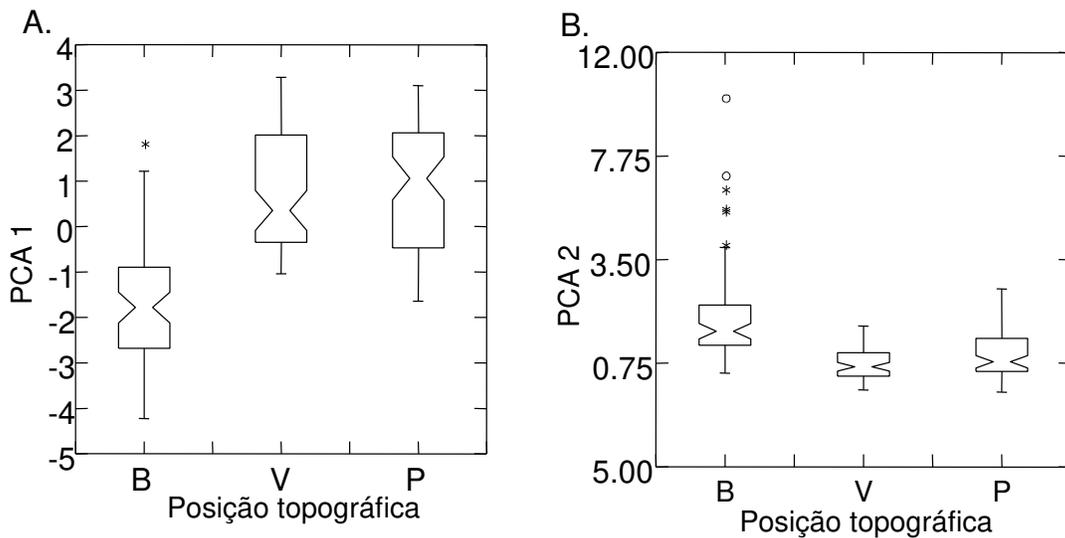


Figura 12. Relação entre os escores do primeiro eixo (A. PCA 1) e do segundo eixo (B. PCA 2) da ordenação por PCA e os habitats: B. Baixio, V. Vertente e P. Platô. Os escores indicam a posição de cada amostra ao longo dos eixos da ordenação (n = 212). Informações adicionais : ver legenda da figura 3.

Tanto o primeiro quanto o segundo eixo são responsáveis pela distinção dos habitats, pois a ordenação das amostras de baixio foi diferente da ordenação das amostras de vertentes e platôs ao longo dos dois eixos (Figura 12). Entretanto, há diferença na correlação das variáveis com os componentes principais dependendo da reserva (Tabela 2).

Tabela 2. Correlação entre as variáveis químicas e físicas do solo e o eixos 1 e 2 da ordenação por Análise de Componentes Principais entre cada reserva (Gavião, Km 41 e Cabo Frio). A última linha (variação explicada) indica a porcentagem de variação que cada um dos eixos capta entre as amostras. Os valores em negrito destacam os maiores valores de correlação para cada eixo em cada reserva.

Variáveis	Gavião		Km 41		Cabo Frio	
	PCA 1	PCA 2	PCA 1	PCA 2	PCA 1	PCA 2
pH	0.6218	-0.4455	-0.3487	0.7036	-0.8326	0.1897
P	0.5961	-0.4640	0.1094	0.4914	-0.3456	0.6810
Fe	-0.5320	0.1142	-0.0999	-0.7557	0.788	-0.1506
Zn	0.3937	-0.4159	0.8552	0.2868	0.1114	0.7562
Mn	0.6097	-0.2816	0.743	0.1304	0.5127	0.575
Areia	-0.7683	-0.6202	-0.4283	0.8159	-0.9055	0.2306
Silte	0.7930	0.2939	0.5983	-0.0858	0.1597	-0.3264
Argila	0.5488	0.6980	0.2487	-0.8939	0.9553	-0.1142
CTC	0.2698	0.1322	0.7754	0.2379	0.6819	0.6345
Sat. Al	-0.6910	0.2583	-0.8727	-0.2436	0.7721	0.091
Var. Explic.	36,22%	17,22%	33,93%	29,95%	42,28%	20,09%

Os baixios das três reservas se assemelham por maior quantidade de areia, pH menos ácido e maiores concentrações de P. Diferem principalmente pela maior concentração de Zn, Mn e capacidade de troca catiônica nas reservas Gavião e Km 41 em relação ao Cabo Frio. As vertentes e platôs apresentam maior associação com argila, Fe e saturação por alumínio. As vertentes e platôs da reserva do Gavião apresentam maior teor de areia, menos silte e maior saturação por alumínio (Figura 13A). O segundo eixo da PCA também apresenta alta correlação negativa com areia, portanto o elevado teor de areia se mantém nos baixios da reserva do Gavião (Figura 13A). As características associadas ao primeiro eixo para a reserva do Km 41 não distinguem os habitats (Figura 13B). Com relação ao segundo eixo da ordenação, os baixios do Km 41 apresentam maior teor de areia, menor concentração de Fe e pH menos ácido (Figura 13B). Os baixios da reserva do Cabo Frio apresentam menor teor de argila (e, portanto mais areia), pH menos ácido, menor concentração de Fe e menor saturação por alumínio (Figura 13C). Com relação ao segundo eixo da PCA, associado ao Zn e P, não houve diferença entre os três habitats (Figura 13C).

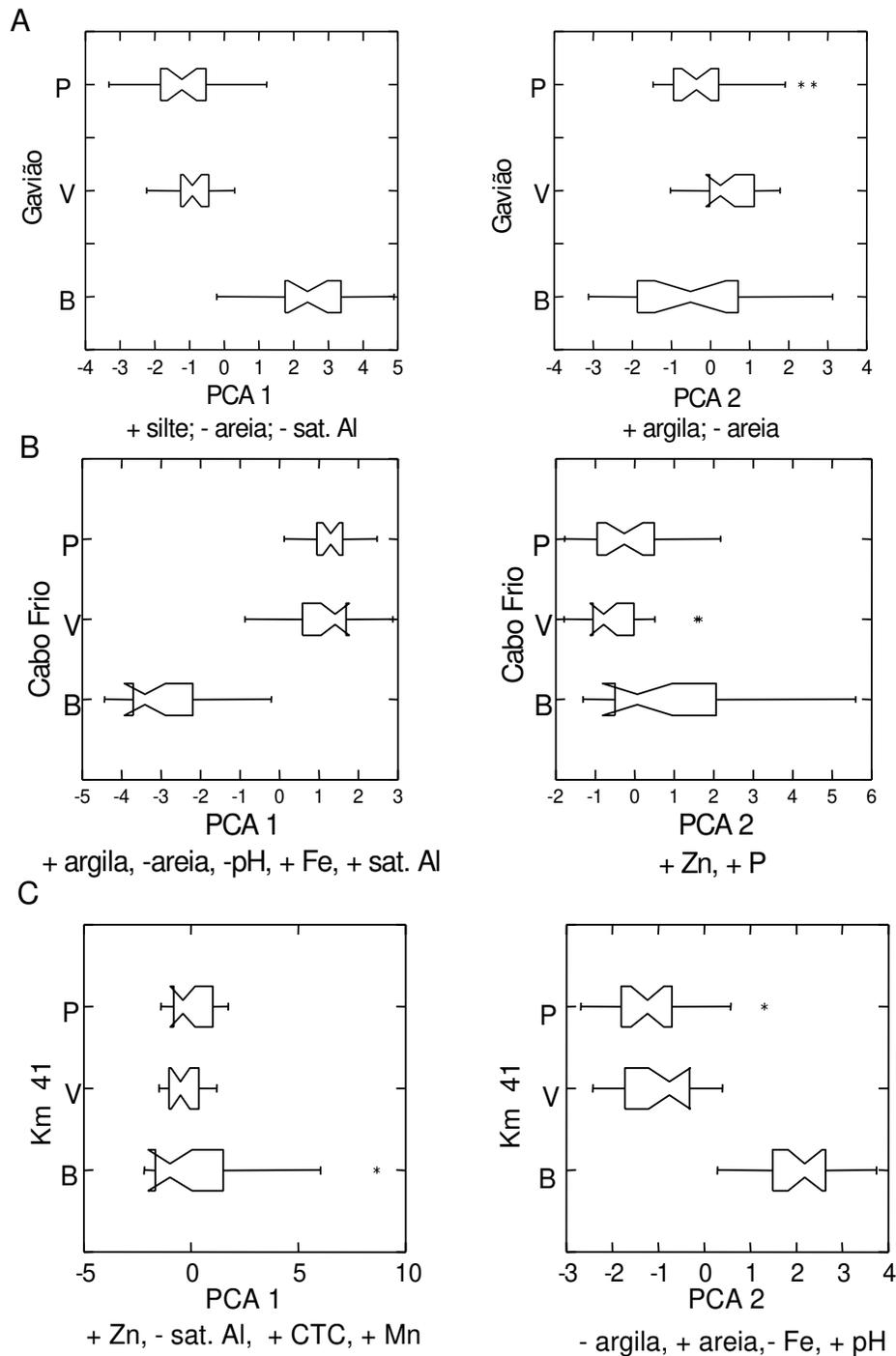


Figura 13. Relação entre os escores do primeiro eixo (PCA 1) e do segundo eixo (PCA 2) da ordenação por PCA e os habitats: B. Baixo, V. Vertente e P. Platô para cada uma das reservas A. Gavião, B. Km 41 e C. Cabo Frio (n = 72). Os escores estão representados no eixo x e indicam a posição de cada amostra ao longo dos eixos da ordenação. Abaixo de cada eixo da PCA estão descritas, em ordem decrescente, as variáveis com maior valor de correlação positiva (+) ou negativa (-) em relação ao eixo. Informações adicionais : ver legenda da figura 3.

Abertura de dossel - A abertura de dossel foi maior nos platôs em relação aos baixios a 70 cm de altura do solo. A 150 cm de altura do solo a maior abertura de dossel foi observada nas vertentes (Figura 14). Ao comparar os habitats de vertente e platô, e de vertente e baixo, não houve diferença em nenhuma das alturas testadas (Figura 14).

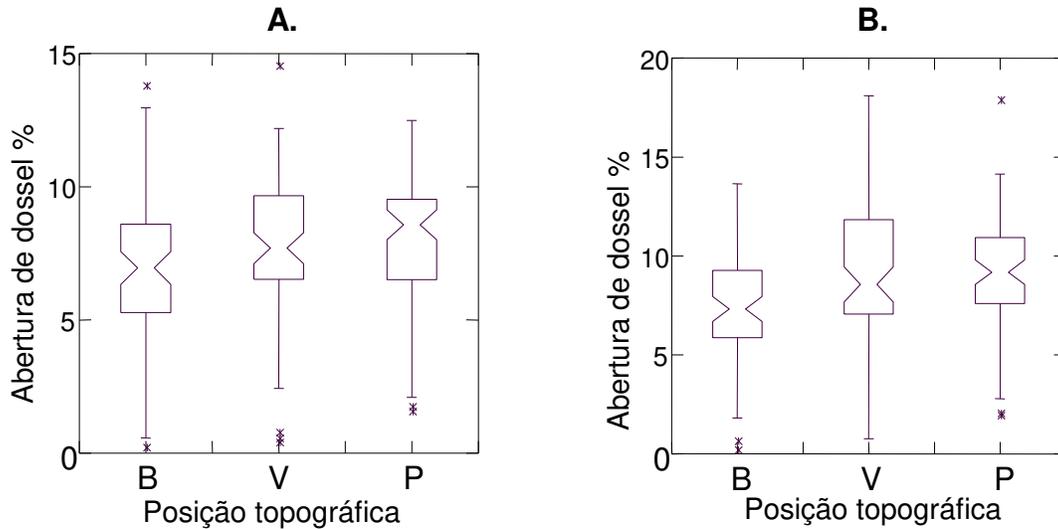


Figura 14. Diferença na abertura de dossel a **A.** 70 cm e **B.** 150 cm do solo entre os habitats B=baixio, V=vertente e P=platô (n = 216). O símbolo * representa valores extremos. Informações adicionais: ver legenda da figura 3.

Discussão

Os habitats de vertente e platô são similares e diferem dos habitats de baixios. Por sua vez, os baixios são habitats mais heterogêneos, pois muitos dos parâmetros avaliados atingem maior amplitude de variação em relação às áreas de vertentes e platôs. Isso pode ser associado à largura variada dos baixios, que cria nichos com características diferentes (Pignatari, 2005). As principais características que distinguem os solos dos habitats de baixios são o maior teor de areia, maior teor de água e maior concentração de Zn, Mn e P.

Entretanto, os baixios também apresentaram menor saturação por alumínio, pH menos ácido e menor concentração de Fe.

Os solos arenosos possuem uma menor capacidade de retenção de água que os solos argilosos (Marques, 2009) e, portanto, maior drenagem de água da superfície para as camadas mais profundas do solo. Nas áreas de baixio, portanto, seria esperado que o teor de água fosse menor. Entretanto, a proximidade do lençol freático com a superfície do solo pode ser o principal fator responsável pelo encharcamento do solo, geralmente visível nas áreas de baixio. Dessa forma, a capacidade da água em escoar para as camadas mais profundas do solo também favorece o afloramento da água das camadas mais profundas para a superfície em solos arenosos, principalmente quando o lençol freático está próximo à superfície.

Como a drenagem de água varia em função da textura do solo (Sollins, 1989) e da pluviosidade (Chauvel *et al.*, 1992), a relação do teor de água do solo entre os baixios, vertentes e platôs não é constante ao longo do ano. A coletas de solo em época de menor pluviosidade (agosto a outubro) e após um mínimo de 24 horas sem chuva permite inferir que o teor de água possa estar associado mais à capacidade de retenção de água em função da textura do solo e à proximidade com o lençol freático do que à pluviosidade. Mesmo assim, o teor de água obtido não deve ser extrapolado para outras épocas do ano.

Dessa forma, a quantidade de água no solo experimentada pelas plantas, também varia ao longo do ano, por causa da dinâmica de fluxo de água em solos com diferentes texturas. Em solos argilosos a água percola mais lentamente, enquanto que em solos arenosos, ocorre o inverso (Marques *et al.*, 2004). Portanto, em épocas com menor pluviosidade, a drenagem de água é mais rápida nos solos arenosos dos baixios, enquanto

que os solos argilosos das vertentes e platôs retêm água por mais tempo (Sollins, 1989). Isso faz com que os habitats de baixio apresentem uma variação temporal na quantidade de água maior que as vertentes e platôs.

O maior teor de areia e as vertentes mais inclinadas da reserva do Gavião podem explicar o menor teor de água que foi encontrado nas vertentes em relação às outras reservas, já que há uma correlação negativa entre teor de água do solo e inclinação do terreno (Smith & Smith, 2003). As três reservas apresentam diferenças, principalmente a reserva do Gavião, que possui maior teor de areia, menor teor de manganês e valor intermediário de capacidade de troca catiônica em relação às demais reservas. Isso indica que mesmo havendo a distinção entre os habitats, estes podem apresentar características específicas que os distinguem dos mesmos habitats de outra reserva.

A cobertura de dossel variou pouco entre os habitats, indicando que pode ser um fator limitante em todos os ambientes. Cerca de 5%, da radiação solar total atinge o sub-bosque em florestas tropicais (Chazdon & Pearcy, 1991). Mas, diferente do esperado, os habitats de baixio apresentaram as menores aberturas de dossel, enquanto que os habitats de vertente e platô apresentam valores muito parecidos de abertura de dossel. Alguns autores defendem que as variáveis de solo afetam mais a vegetação que a luminosidade (Meira-Neto *et al.*, 2005), principalmente a quantidade de P e bases trocáveis (Ca, K e Mg) (Sollins, 1998).

Como já descrito por outros estudos, a textura do solo difere substancialmente entre baixios e platôs (Chauvel *et al.*, 1987; Zuquim, 2006) mesmo em escalas locais (Cuevas & Medina, 1986) e pode ser considerada como o principal componente estrutural para caracterização dos habitats. O teor de argila no solo pode afetar a capacidade de

troca catiônica, a ciclagem de nutrientes (Vitousek & Sanford, 1986) e a drenagem de água (Sollins, 1989). Pelo fato do teor de silte não variar de forma significativa entre os habitats e entre as áreas, e pelo teor de argila apresentar correlação alta com a areia, tanto areia com argila poderiam ser usadas como a variável física para descrever a textura do solo entre os três habitats. Para as variáveis químicas, a saturação do alumínio também esteve associada com grande parte da ordenação por PCA. Os parâmetros escolhidos para medir a fertilidade do solo (CTC) parecem não ser responsáveis por grande parte da variação entre as amostras. A saturação por alumínio é importante para a regulação do pH (Sollins, 1998) e pode ser relacionado a um gradiente de infertilidade por sua toxicidade (Collantes *et al.* 1989). Mesmo assim, a maior concentração de CTC juntamente com os maiores teores de P e menor saturação por alumínio indica que os baixios podem ser ambientes mais férteis em relação às vertentes e platôs.

De todas as variáveis que foram mensuradas para caracterizar os habitats, é possível resumir as diferenças nas características físicas do solo representadas pelo teor de argila e pelo teor de água; e as diferenças nas características químicas do solo pela saturação por alumínio, pH, Fe e P. Nesse caso, as áreas de baixios são caracterizadas por maior teor de água no solo, menor teor de argila, menor saturação por alumínio, maior pH, menor quantidade de Fe e maior quantidades de P.

Referências Bibliográficas

AYRES, M., AYRES JR., M., AYRES, D. L. & SANTOS, A. A. S. 2009. **BioEstat 5: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biomédicas**. Sociedade Civil Mamirauá: Belém, PA-Brasil. 324p. Instituto Mamirauá

- ADKISON, G.P. & GLEESON, S.K. 2004. Forest Understory Vegetation along a Productivity Gradient. **Journal of the Torrey Botanical Society** 131: 32-44.
- CHAUVEL, A. 1983. Os latossolos amarelos álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. **Acta Amazonica**, 12 (suplemento): 47-60.
- CHAUVEL, A. LUCAS, Y. & BOULET, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brasil. **Experientia**, 43: 234-240.
- CHAUVEL, A.; VITAL, A.R.T.; LUCAS, Y.; DESJARDINS, T.; FRANKEN, W.K.; LUIZÃO, F.J.; A-ARAGUÁS, L.; ROZANSKI, K. & BEDMAR, A.P. 1992. O Papel das Raízes no Ciclo Hidrológico da Floresta Amazônica. *In: VII Congresso Brasileiro de Meteorologia*. Anais. São Paulo. p. 29-37.
- CHAZDON, R.L. & PEARCY, R.W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. **Bioscience**, 41: 760-766.
- CHAZDON, R.L. 1986. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. **Journal of Ecology**, 74: 995-1012.
- CINTRA, R. & TERBORGH, J. 2000. Forest Microspatial Heterogeneity and Seed and Seedling Survival of the Palm *Astrocaryum murumuru* and the Legume *Dipteryx micrantha* in an Amazonian Forest. **Ecotropica**, 6: 77-88.
- COLLANTES, M., ANCHORENA, J. & KOREMBLIT, G. 1989. A Soil Nutrient Gradient in Magellanic Empetrum heathlands. **Vegetatio** 80: 183-193.
- COSTA, F.R.C.; MAGNUSSON, W.E. & LUIZÃO, R.C. 2005. Mesoscale distribution of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. **Journal of Ecology**, 93: 863-878.

- CUEVAS, E. & MEDINA, E. 1986. Nutrient dynamics within amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in fine litter and efficiency of nutrient utilization. **Oecologia**, 68: 466-472.
- DUTILLEUL, P. & LEGENDRE, P. 1993. Spatial Heterogeneity against Heteroscedasticity: An Ecological Paradigm versus a Statistical Concept. **Oikos**, 66: 152-171.
- EMBRAPA. 2009. Análises laboratoriais: Métodos de análises químicas para avaliação da fertilidade do solo. *In*: SILVA, F.C. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes** . Brasília, DF. 2 ed. 627p.
- FORTIN, M.J. & DALE, M.R.T. 2005. Spatial Analysis: A Guide for Ecologists. Cambridge University Press. New York. 365 p.
- FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. 1999. **Gap Light Analyser (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs – version 2.0**. Simon Fraser University , Burnaby, British Columbia, Canada. Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, NY, USA.
- GARCIA, J.P.M. 2000. **A geomorfologia como instrumento de identificação de unidades físico-naturais em florestas úmidas**. Tese de doutorado, São Paulo: Universidade de São Paulo.
- 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.

- KAHN, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forest. **Experientia**, 43: 251-259.
- KAHN, F. & DE GRANVILLE, J.J. 1992. Palms in Forest Ecosystems. Springer-Verlag, USA, 226p.
- LAURANCE, W.F.; FEARNSIDE, P.M.; LAURANCE, S.G.; DELAMONICA, P.; LOVEJOY, T.E.; RANKIN-DE-MERONA, J.; CHAMBERS, J.Q. & GASCON, C. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. **Forest Ecology and Management**, 118: 127-138.
- LAURANCE, S.G.W.; LAURANCE, W.F.; ANDRADE, A.; FEARNSIDE, P.M.; HARMS, K.E.; VICENTINI, A. & LUIZÃO, R.C.C. 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. **Journal of Vegetation Science**, 21:96-106.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M.J. 1989. Spatial Pattern and Ecological Analysis. **Vegetatio**, 80: 107-138.
- LI, H. & REINOLDS, J. F. 1995. On Definition and Quantification of Heterogeneity. **Oikos**, 73: 280-284.
- MARQUES, J.D.O.; LIBARDI, P.L.; TEIXEIRA, W.G. & REIS, A.M. 2004. Estudo de parâmetros físicos, químicos e hídricos de um latossolo amarelo, na região Amazônica. **Acta Amazonica**, 34: 145-154.
- MARQUES, J.D.O. 2009. Influência de atributos físicos e hídricos do solo na dinâmica do carbono orgânico sob diferentes coberturas vegetais na Amazônia Central. **Tese de Doutorado**. INPA/UFAM. Manaus.

- MCGILL, R.; TUKEY, J.W. & LARSEN, W.A. 1978. Variations of Box Plots. **The American Statistician**, 32: 12-16.
- MEIRA-NETO, J.A.A., MARTINS, F.R. & SOUZA, A.L. 2005. Influência da cobertura e do solo na composição florística do sub-bosque em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 19: 473-486.
- MITCHELL, S.C. 2005. How useful is the concept of habitat? – a critique. **Oikos**, 110: 634-638.
- NICHOLS, W.F.; KILLINGBECK, K.T. & AUGUST, P.V. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. II. A landscape perspective. **Conservation Biology**, 12: 371-379.
- PROJETO DINÂMICA BIOLÓGICA DE FRAGMENTOS FLORESTAIS, 2010. **Dados pluviométricos**. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Smithsonian Tropical Research Institute – acessível em <http://pdbff.inpa.gov.br/>
- PICKETT, S.T.A.; CADENASSO, M.L. & JONES, C.G. 2000. Generation of heterogeneity by organisms: creation, maintenance and transformation. *In*: Hutchings, M.J.; John, L.A. & Stewart, A.J.A. (eds.). 2000. **The ecological consequences of environmental heterogeneity**. Cambridge University Press. 433p.
- PIGNATARI, D.D. 2005. Variação na Comunidade Herbácea em Áreas Ripárias da Amazônia Central. **Dissertação de Mestrado**, INPA/UFAM. 68p.
- POORTER, L. 1998. **Seedling growth of Bolivian rain forest tree species in relation to light water availability**. Programa Manejo de Bosques de la Amazonia Boliviana (PROMAB), Bolivia. 194p.

- RADAMBRASIL, 1978. **Projeto RadamBrasil – Programa de integração nacional: Levantamento de Recursos Naturais.** Ministério de Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, vol. 18. Rio de Janeiro, Brasil. 561 p.
- RANKIN-DE-MERONA, J.M., PRANCE, G.T., HUTCHINS, R.W., SILVA, M.F., RODRIGUES, W.A. & UEHLING, M.E. 1992. Preliminary results of a large-scale tree inventor of upland rain forest in the Central Amazon. **Acta Amazonica**, 22: 493-534.
- RANZANI, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. **Acta Amazonica**, 10: 7-41.
- RIBEIRO, J. E. L. S., HOPKINS, M. J. G., VICENTINI A., SOTHERS C. A., COSTA, M. A. DA S., BRITO, J. M., SOUZA, M. A. D., MARTINS, L. H. P., LOHMANN, L. G., ASSUNÇÃO, P. A. C. L., PEREIRA, E. C., SILVA, C. F., MESQUITA, M. R. & PROCÓPIO, L. C. **Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.** *Manaus: INPA.* 816p. 1999.
- RICKLEFS, R. E. 1977. Environmental Heterogeneity and Plant Species Diversity: A Hypothesis. **The American Naturalist**, 111: 376-381.
- SCARIOT, A. 1998. Conseqüências da fragmentação da floresta na comunidade de palmeiras na Amazônia Central. **Série Técnica IPEF** 12: 71-86.
- SHEPHERD, G.J. 2009. **FITOPAC 2: Manual do Usuário.** Departamento de Botânica/UNICAMP, Campinas.

- SMITH, R.L. & SMITH, T.M. 2003. Soil, *In: Elements of Ecology*. 5th ed. 627p. Benjamins Cummings.
- SOLLINS, P. 1989. Factors affecting nutrient cycling in tropical soils. *In: PROCTOR, J. Mineral nutrients in tropical forest and savannas ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SOLLINS, P. 1998. Factors Influencing Species Composition in Tropical Lowland Rain Forest: Does Soil Matters? **Ecology** 79: 23-40.
- STEWART, A.J.A.; JOHN, E.A. & HUTCHINGS, M.J. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. *In: Hutchings, M.J.; John, L.A. & Stewart, A.J.A. (eds.). 2000. The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Cambridge University Press. 433p.
- VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da Vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro. IBGE.
- VITOUSEK, P.M. & SANFORD, R.L.Jr. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Rev. Ecol. Syst.**, 17: 137-167.
- WIENS, J.A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. *In: Hutchings, M.J.; John, L.A. & Stewart, A.J.A. (eds.). 2000. The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Cambridge University Press. 433p.
- WILKINSON, L. 2004. **Systat**, Version 11.0. Software Inc., San José, USA.
- WILSON, S.D. 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. *In: Hutchings, M.J.; John, L.A. & Stewart, A.J.A. (eds.). 2000. The ecological*

consequences of environmental heterogeneity. Cambridge University Press.
433p.

ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis.** Prentice Hall, New Jersey. 4 edição.

ZUQUIM, G. 2006. Diversidade beta da comunidade de Pteridófitas de florestas de terra-firme da Amazônia Central. **Dissertação de mestrado.** INPA/UFAM, Manaus.

CAPÍTULO 2

Estádios ontogenéticos de três espécies de *Oenocarpus* (Arecaceae) ao longo de um gradiente topográfico na Amazônia Central

Resumo

As plantas sofrem mudanças morfológicas, anatômicas, fisiológicas e/ou bioquímicas ao longo do seu desenvolvimento, que podem caracterizar fases seqüenciais ou estádios ontogenéticos. O objetivo deste estudo foi realizar a caracterização morfológica de três espécies co-genéricas de palmeiras: *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor*, para classificar seus estádios ontogenéticos e verificar as diferenças morfológicas entre as espécies e entre os estádios ao longo de um gradiente topográfico (baixio, vertente e platô) na Amazônia Central. Foram determinados cinco estádios ontogenéticos para as três espécies: plântula, infante, juvenil, adulto imaturo e adulto reprodutivo. Para cada espécie, as características morfológicas em cada estágio variam pouco. O tipo de folha é a característica mais importante para a distinção dos estádios de cada espécie, mas o número de folhas, o tamanho da maior folha e o diâmetro do estipe também diferem entre as espécies e entre os estádios. O tamanho das folhas foi o único parâmetro morfológico que variou ao longo do gradiente topográfico. O tamanho das folhas variou somente entre os infantes de *O. bataua* e juvenis de *O. bataua* entre os habitats de baixio e as vertente e os platôs, o que pode estar relacionado à uma limitação no estabelecimento desses indivíduos em determinados habitats. Para os outros estádios das demais espécies, os tipos e tamanho das folhas de cada espécie não são fortemente afetados pelas diferentes condições ambientais dos habitats.

Introdução

Ao longo da vida das plantas ocorrem mudanças que podem caracterizar fases sequenciais ou estádios ontogenéticos. Essas mudanças podem ser morfológicas, anatômicas, fisiológicas e/ou bioquímicas (Gatsuk *et al.*, 1980). A duração de cada fase de vida é determinada geneticamente, mas fatores ambientais podem afetar o desenvolvimento das plantas e alterar essa duração. Portanto, plantas em uma determinada fase de desenvolvimento podem ter idades diferentes. Dessa forma, o papel de uma planta na comunidade é muito mais determinado pelo estágio de vida em que se encontra do que pelo número de anos vividos (Gatsuk *et al.*, 1980).

Características como presença de semente ainda aderida ao eixo (no caso de plantas com germinação epígea), tipos foliares, presença de estruturas lenhosas, presença de estruturas de propagação reprodutiva e/ou vegetativa podem ser utilizadas para a determinação dos estádios ontogenéticos. Algumas espécies de florestas tropicais apresentam grande variação morfológica entre estádios e entre indivíduos de um mesmo estágio (Camargo *et al.*, 2008). Entretanto, para uma mesma espécie de palmeira, é comum encontrar pouca variação entre os indivíduos de um mesmo estágio (Tomlinson & Jeffrey, 1990).

As características morfológicas podem variar em diferentes habitats e condições ambientais (Nogueira Jr *et al.*, 2003). O tamanho é uma característica importante e que muito frequentemente varia entre os estádios e dentro de um mesmo estágio, entre diferentes regiões. A escolha de características morfológicas que não levam em consideração o tamanho facilita a classificação e identificação dos estádios ontogenéticos.

Algumas espécies não possuem diferenças morfológicas facilmente visíveis e mensuráveis para diferenciar estádios e nesse caso, a estrutura da população pode ser determinada por classes de tamanho.

A germinação e o início do desenvolvimento de plantas em florestas tropicais são eventos difíceis de serem observados em campo. Muitas sementes germinam sob densa camada de serrapilheira e muitas plântulas permanecem por muito tempo no mesmo estádio, geralmente pela limitação do crescimento pela baixa luminosidade no sub-bosque (Chazdon & Pearcy, 1991). Acompanhar e determinar a sequência do desenvolvimento de plântulas é importante para classificar os demais estádios ontogenéticos e entender como os indivíduos se desenvolvem em condições similares ou distintas de luz, drenagem de água e tipos de substrato. Condições de encharcamento no solo, por exemplo, podem selecionar diferentes estratégias de desenvolvimento inicial. Espécies adaptadas a solos pobres em nutrientes e encharcados tendem a apresentar sementes grandes e crescimento rápido para escapar da submergência pela água (Parolin *et al.*, 2004). Algumas espécies, por outro lado apresentam propagação vegetativa como estratégia de sobrevivência em locais inundados (Worbes, 1997 *apud* Nakazono & Piedade, 2004).

Este trabalho teve como objetivos descrever (1) como as características morfológicas externas de três espécies do gênero *Oenocarpus* (Arecaceae) variam ao longo do desenvolvimento; (2) como os estádios diferem entre as espécies e; (3) como diferentes habitats afetam o desenvolvimento e o tamanho dos indivíduos de uma mesma espécie.

Espera-se (1) definir os estádios ontogenéticos para cada espécie com base em características macro-morfológicas visíveis em campo e (2) que os indivíduos de um

mesmo estágio sejam maiores nos habitats em que são encontrados indivíduos adultos de cada espécie. Portanto, que a espécie *O. bataua* apresente indivíduos maiores e com maior número de folhas nos habitats de baixio, e que as espécies *O. bacaba* e *O. minor* apresentem indivíduos maiores e com maior número de folhas nos habitats de vertente e platô.

Material e métodos

Área de estudo

O trabalho foi realizado na Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE), que recebe o nome e é administrada pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF/INPA), a cerca de 80 km ao Norte de Manaus-AM (2°25'S, 59°50'O). A cobertura vegetal da ARIE-PDBFF é classificada como Floresta Tropical Densa (RADAMBRASIL, 1978).

O trabalho de campo foi realizado em três reservas de floresta contínua, denominadas Cabo Frio, Gavião e Km 41, distantes entre si por pelo menos 9 km. Cada reserva possui pelo menos três igarapés de segunda ou terceira ordem, que percorrem grande extensão das reservas. Procurou-se padronizar ao máximo as características dos baixios, estudando apenas os que possuíam o igarapé sombreado, para evitar os baixios muito abertos, dominados por Buritis (*Mauritia flexuosa*) e que representam uma situação de luz muito diferente dos demais.

Delineamento amostral

O trabalho foi realizado em campo e em viveiro. No trabalho realizado em campo, foi feito o registro e medição dos indivíduos das três espécies em 72 parcelas de 50 X 5 m distribuídas sistematicamente nas três reservas, nos habitats de baixio, vertente e platô.

As três espécies de *Oenocarpus* sp. (*O. bacaba*, *O. bataua* e *O. minor*) estão descritas nas considerações iniciais. Para todos os indivíduos de *Oenocarpus* sp. marcados dentro das parcelas registramos o tipo de folha e a altura da planta. Para as plantas com estipe aéreo foi medida a altura do solo até o ponto de abertura das folhas. Para as plantas menores foi medida a altura total da planta (do solo até o ponto mais alto das folhas). Somente para essas plantas em que foi possível medir a altura diretamente com uma trena, também foi registrada a presença ou ausência de folha nova ainda não expandida e foi medido o tamanho da folha maior e da folha mais nova com uma fita métrica. Para as plantas com estipe aéreo, em que não foi possível medir a altura e tamanho das folhas diretamente, foi calculada a altura da planta a partir das seguintes medidas: (1) ângulo de inclinação da altura dos olhos até o ponto de abertura das folhas com um clinômetro; (2) distância do ponto em que foi feita a medida do ângulo até a base da planta (Figura 2). Para estas plantas com estipe aéreo, foi medido o diâmetro do estipe na altura do solo, e foi registrada a presença ou ausência de marca reprodutiva e contamos o número mínimo de folhas, pois muitas vezes não foi possível contar todas as folhas por causa da altura elevada da planta. A marca reprodutiva é identificada pela presença de bainha floral, cacho de flor ou de fruto, ou ainda por uma cicatriz deixada no estipe após a queda do cacho (Figura 4). A estimativa de tamanho das folhas dos adultos foi feita somente para *O. minor*, pois a espécie possui porte menor. A espécie *O. minor*

exibe, eventualmente, crescimento em touceiras. Neste caso, foi considerado como um indivíduo cada conjunto de folhas em forma de roseta emergindo de um ponto acima do solo e também cada broto lateral de um indivíduo com estipe aéreo. As folhas foram classificadas em quatro categorias: simples, sem a presença de segmentos; bífidas, com dois segmentos unidos na base; palmadas, com pelo menos três segmentos unidos na base e sem ráquis; e pinadas, folhas compostas com pelo menos dois folíolos e ráquis (Figura 3). Buscou-se descrever os estádios ontogenéticos baseados em características macromorfológicas como formato das folhas, presença ou ausência de estipe aéreo e de estruturas reprodutivas. Essas características são visíveis em campo e concordam com a classificação de estádios ontogenéticos proposta por Gatsuk *et al.* (1980), em que cada estágio é definido pela aquisição ou perda de uma ou mais estruturas de um estágio para o seguinte.

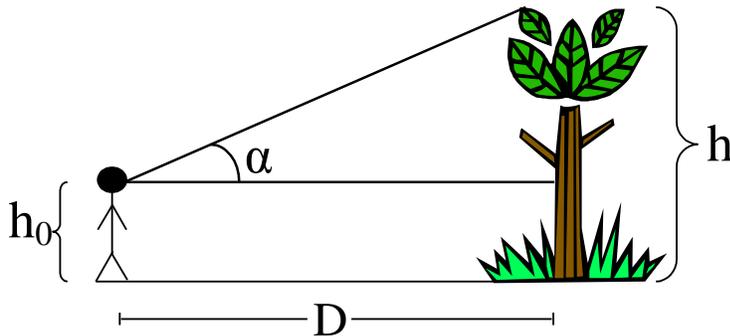


Figura 1. Esquema do método de medição da altura (h) das plantas com caule aéreo, com a fórmula: $h = \text{TAN}(\alpha) \cdot D + h_0$, em que: h =altura; $\text{TAN}(\alpha)$ =tangente do ângulo medido com clinômetro; D =distância entre o ponto de medição do ângulo e a base da planta; h_0 =altura do solo até o ponto em que foi tirada a medição de ângulo (altura dos olhos).

A.



B.



C.



D.



Figura 2. Tipos de folhas das três espécies de *Oenocarpus* sp encontradas nas reservas Gavião, Cabo Frio e Km 41 da ARIE-PDBFF. **A.** folha bífida da plântula de *O. bataua*, **B.** Folha palmada da plântula de *O. bacaba*, **C.** folha simples da plântula de *O. bataua* e **D.** folha pinada do juvenil de *O. minor*. Fotos: Heloisa Brum.



Figura 3. Cacho de fruto de *Oenocarpus bataua* na reserva do Cabo Frio (ARIE-PDBFF). Foto: Sarah Pinheiro.

Foram coletados frutos maduros das três espécies diretamente dos cachos nas árvores por um assistente de campo especialista em coleta, com o uso de equipamento apropriado (peconha e cadeira de segurança), nas reservas do Cabo Frio e Km 41 em abril de 2009. Foram coletados seis cachos de frutos de *O. bacaba*, um cacho de *O. bataua* e dois cachos de *O. minor*. Para cada espécie, o conjunto de frutos foi misturado e foram sorteados os 30 frutos para a realização dos procedimentos. O material foi encaminhado para o INPA, em Manaus, onde foi realizada a biometria de 30 frutos e 30 sementes (conforme Camargo *et al.*, 2008), com pesagem em balança digital com precisão de 0,001g e medição de comprimento, largura e espessura dos frutos e sementes com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm. Essas medidas representam os maiores eixos dos frutos e sementes em ordem decrescente (Camargo *et al.*, 2008). Como os frutos e sementes apresentam formato globóide a elipsóide, as medidas de largura e espessura são muito similares.

Em seguida, as sementes foram semeadas em bandejas plásticas e cobertas com cerca de 1 cm de vermiculita de granulação média para reduzir a perda de água das sementes. A germinação e o desenvolvimento das plantas foram acompanhados para descrever suas características macro-morfológicas em viveiro e ajudar a identificação das plantas em campo. A descrição das fases iniciais do ciclo de vida foi baseada nas plantas que cresceram em viveiro. Porém, para a descrição das características morfológicas de fases mais avançadas de desenvolvimento, nos baseamos em observações das plantas marcadas em campo. O trabalho de descrição do processo germinativo e caracterização da morfologia externa das três espécies foi realizado entre os meses de maio de 2009 e

dezembro de 2009, em viveiro coberto localizado no INPA-câmpus 3, localizado na Casa de Sementes e coberto com telhas de plástico transparentes.

Análises estatísticas

Os gráficos foram elaborados nos programas SYSTAT 11.0 (Wilkinson, 2004) e BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2009). Nos gráficos do tipo “box-plot” foram incluídos os intervalos de confiança de 95% ao redor da mediana, que permite a comparação entre os tratamentos apresentados no eixo x. A sobreposição dos intervalos de confiança indica que não há diferença significativa entre os tratamentos (McGill *et al.*, 1978).

Resultados

Caracterização dos propágulos e da germinação

Os frutos das três espécies são do tipo drupa, carnosos e indeiscentes, de cor roxa, quase preta quando maduros, às vezes esbranquiçados. Possuem exocarpo fino (*ca.* 0,1 cm), quebradiço, liso e oleoso. A polpa é amarelada, com 0,1 a 0,2 cm de espessura, de consistência esponjosa, que envolve todo o endocarpo. O endocarpo envolve completamente a semente e, portanto, pode ser considerado a unidade de dispersão da espécie ao invés da semente propriamente dita. Possuem coloração marrom, formato ovóide a elipsóide, de consistência dura, textura áspera e fibrosa. A germinação é do tipo adjacente ligulada (Henderson, 2006), em que a plântula se desenvolve próximo à semente. Os frutos (Figura 4) e as sementes (Figura 5) de *O. bataua* são, em média, cinco e seis vezes, respectivamente, maiores que os frutos e sementes das demais espécies. Os frutos de *O. bacaba* e *O. minor* se diferenciam, principalmente, pelo peso dos frutos de

O. bacaba ser, em média, 10% maior (Figura 4A). As sementes se diferenciam pelo comprimento ser 13% maior em *O. bacaba* (Figura 5B) e a largura e espessura cerca de 7% maior em *O. minor* (Figura 5C e D).

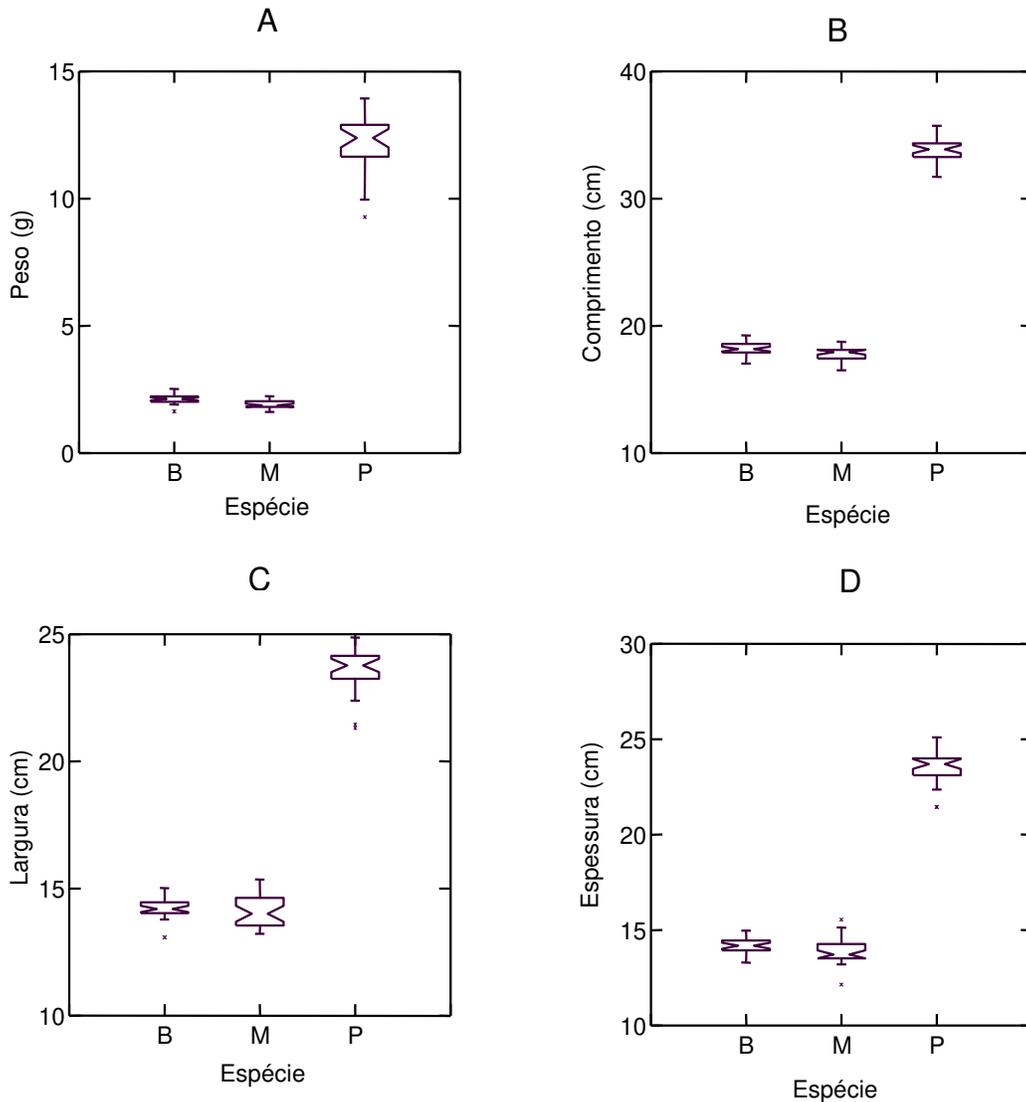


Figura 4. Comparação das medidas de A. peso ($n = 30$), B. comprimento ($n = 30$), C. largura ($n = 30$) e D. espessura ($n = 30$) dos frutos de B-*O. bacaba*, M-*O. minor* e P-*O. bataua*. As barras verticais representam a amplitude total da distribuição (valores mínimos e máximos). Cada caixa representa 50% dos valores centrais da distribuição, limitados pelo primeiro (inferior) e terceiro quartis (superior). O símbolo * representa valores extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 95% ao redor da mediana.

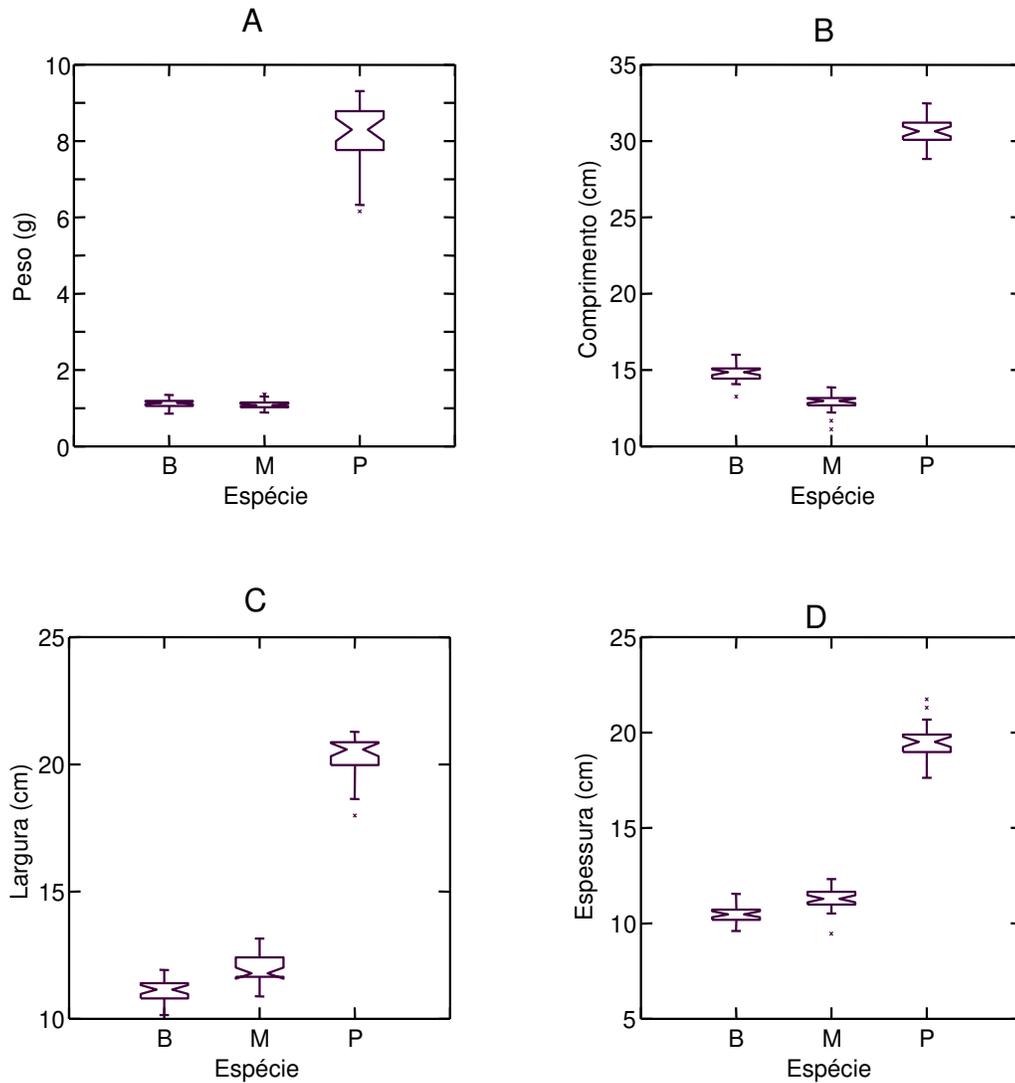


Figura 5. Comparação das medidas de A. peso (n = 30), B. comprimento (n = 30), C. largura (n = 30) e D. espessura (n = 30) das sementes de B-*O. bacaba*, M-*O. minor* e P-*O. bataua*. Informações adicionais: ver figura 4.

As três espécies apresentam características morfológicas externas que possibilitam a distinção nos diferentes estádios de vida (Tabela 1). Entretanto, as espécies *O. bacaba* e *O. minor*, no início do desenvolvimento, são muito semelhantes, podendo ser confundidas. As características que distinguem essas duas espécies nessa fase são,

principalmente, o tamanho e largura dos folíolos e a sequência de desenvolvimento das folhas, em que *O. bacaba* forma folhas palmadas, depois folhas bífidadas e, após o término da produção de folhas palmadas, passa a produzir folhas pinadas. Já *O. minor*, pode produzir folhas pinadas quando a planta ainda apresenta folhas palmadas. Neste estudo, observamos indivíduos de *O. minor* com a presença de folhas pinadas e de semente ainda aderida do eixo, o que não ocorreu para *O. bacaba*. Essas características distintivas, por outro lado, podem estar ausentes e, neste caso, impossibilitam a distinção das espécies no início do desenvolvimento. Somente cinco sementes de *O. minor* germinaram em viveiro e destas, nenhuma se desenvolveu até a fase para a descrição das características morfológicas. As comparações com as outras espécies foram feitas com base nas plantas de *O. minor* em campo. Esta espécie, a partir da produção de folhas pinadas, apresenta tricomas avermelhados na ráquis, diferenciando-se de *O. bacaba* e de *O. bataua*. *O. bataua* se distingue facilmente das demais espécies do gênero por apresentar tricomas esbranquiçados na face abaxial das folhas. Além disso, a sequência de desenvolvimento foliar é diferente das demais espécies, não apresentando folhas palmadas.

Para as três espécies o número de segmentos foliares aumenta gradualmente com o desenvolvimento. Nas plantas crescendo em viveiro, observamos que a espécie *O. bataua*, no início do desenvolvimento, eventualmente apresenta folhas com três segmentos (“trífidas”), ao invés de dois. Esse padrão não foi observado em campo. Mesmo assim, os indivíduos de *O. bataua* mantêm outras características morfológicas em campo como os tricomas esbranquiçados na face abaxial da folha, que permitem a distinção dos indivíduos.

Tabela 1. Principais características distintivas entre *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor*

	<i>O. bacaba</i>	<i>O. bataua</i>	<i>O. minor</i>
Formato dos frutos	globóide	elipsóide	globóide
Endosperma da semente*	homogêneo	ruminado	homogêneo
Bainhas da primeira folha (duas)	marrom a avermelhada, com pêlos brancos	marrom clara a marrom escura, com pêlos ferrugíneos	marrom a avermelhada, com pêlos brancos
Primeira folha (tipo)	palmada	bífida	palmada
Tamanho da primeira folha	10 a 24 cm	5 a 70 cm	10 a 17 cm
Próximas folhas (tipo)	bífidas, as vezes palmada e raramente simples	bífidas	bífidas, as vezes palmadas
Indumento da face abaxial da folha*	cerosidade acinzentada	pêlos esbranquiçados	cerosidade acinzentada
Tamanho máximo da folhas em plantas sem caule aéreo	9 m	10 m	3,5 m
Disposição dos segmentos foliares (em folhas pinadas)*	em planos diferentes	no mesmo plano	no mesmo plano
Ráquis (em folhas pinadas)	com manchas esbranquiçadas	com pêlos esbranquiçados	com pêlos avermelhados
DAS mínimo do caule	7 cm	13 cm	5 cm
DAS mínimo de plantas reprodutivas	14 cm	15 cm	5 cm
Estipe (caule aéreo)*	solitário	solitário	cespitoso

* Henderson *et. al.* 1995

Classificação dos estádios ontogenéticos

Baseamos a classificação dos estádios ontogenéticos em 8793 indivíduos, sendo 3.537 indivíduos de *Oenocarpus bacaba*, 4.902 indivíduos de *Oenocarpus bataua* e 354

indivíduos de *Oenocarpus minor*. Para as três espécies, os estádios se distinguem por características macromorfológicas que variam pouco entre os indivíduos de um mesmo estádio. Baseado nas características de morfologia externa descritas para as três espécies foram determinados cinco estádios ontogenéticos, sendo eles: plântula, infante, juvenil, adulto imaturo e adulto reprodutivo (Tabela 2). A presença de semente aderida ao eixo foi considerada exclusiva das plantas nos estádios de plântula das três espécies. Para a separação dos estádios plântula, infante e juvenil, foi considerada a presença e ausência de determinados tipos de folha (Tabela 2; ver figura 2). Para *O. bacaba* e *O. minor* a variação dos tipos foliares é praticamente a mesma, mas difere em *O. bataua*, que não apresenta folhas palmadas e somente apresenta folhas bífidas no estádio de plântula (Tabela 2). Os adultos imaturos e reprodutivos das três espécies caracterizam-se pelo estipe aéreo e distinguem-se pela marca de reprodução presente nos adultos reprodutivos (Tabela 2). Mesmo que as espécies apresentem características idênticas em alguns estádios, a distinção ainda é possível de ser feita através de outras características morfológicas que distinguem as espécies.

Tabela 2. Características morfológicas de cada estágio ontogenético das três espécies de *Oenocarpus*.

	<i>O. bacaba</i>	<i>O. bataua</i>	<i>O. minor</i>
Plântula	Semente aderida à planta e/ou folha palmada ou simples	Semente aderida à planta e/ou folha bífida ou simples	Semente aderida à planta e/ou folha palmada
Infante	Folhas bífidas ou pinadas com até sete folíolos, sem folha palmada	Folhas pinadas com até sete folíolos, sem folhas bífidas	Folhas bífidas ou pinadas com até sete folíolos, sem folhas palmadas
Juvenil	Folhas pinadas com mais de sete folíolos, mas sem caule aéreo	Folhas pinadas com mais de sete folíolos, sem caule aéreo	Folhas pinadas com mais de sete folíolos, mas sem caule aéreo
Adulto imaturo	Caule aéreo mas sem marca de reprodução	Caule aéreo mas sem marca de reprodução	Caule aéreo mas sem marca de reprodução
Adulto reprodutivo	Caule aéreo e marca de reprodução	Caule aéreo e marca de reprodução	Caule aéreo e marca de reprodução

Variação morfológica entre os estádios

O número de folhas aumentou gradualmente ao longo dos estádios ontogenéticos para as três espécies. Para *O. bacaba* (Figura 6A) e *O. bataua* (Figura 6B) não houve diferença no número de folhas entre os infantes e juvenis; e entre os adultos imaturos e reprodutivos. Para *O. minor* o número de folhas não variou entre as plântulas e infantes; e

entre os adultos imaturos e reprodutivos (Figura 6C). Para as três espécies, a variação no número de folhas foi maior nos estádios mais avançados de desenvolvimento (Figura 6).

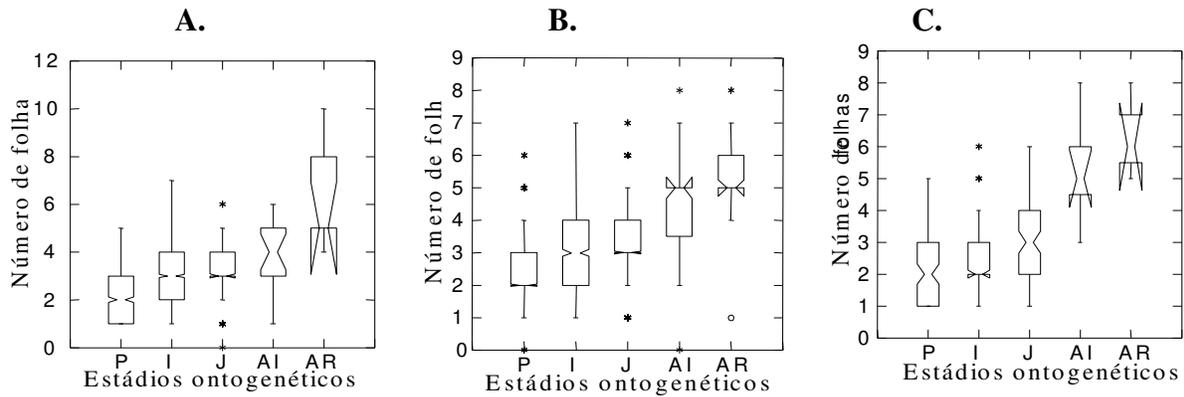


Figura 6. Número de folhas expandidas em cada estágio ontogenético de (A) *O. bacaba*, (B) *O. bataua* e (C) *O. minor*. P-plântula; I-infante J-juvenil; AI-adulto imaturo e AR-adulto reprodutivo. Informações adicionais: ver figura 4.

O tamanho da maior folha das plântulas e infantes não foi diferente apenas para *O. minor* (Figura 7C). Para *O. bacaba* e *O. bataua* as folhas dos infantes são, em média, duas vezes maiores que as folhas das plântulas (Figura 7A e 7B). Para os juvenis, a variação no tamanho das folhas foi maior para as três espécies (Figura 7). Para *O. bacaba* e *O. minor*, o tamanho das folhas dos juvenis foi, em média, cerca de oito vezes maior que as folhas dos infantes. Para *O. bataua*, as folhas dos juvenis são, em média, cerca de três vezes maiores que as folhas dos infantes (Figura 7).

O diâmetro do estipe na altura do solo (DAS) entre os estádios adulto imaturo e adulto reprodutivo foi diferente somente para a espécie *O. bacaba* (Figura 8). Para *O. bacaba* e *O. minor* a variação nos valores de DAS foi grande, possivelmente por um baixo número de indivíduos encontrados nestes estádios (Figura 8A e C).

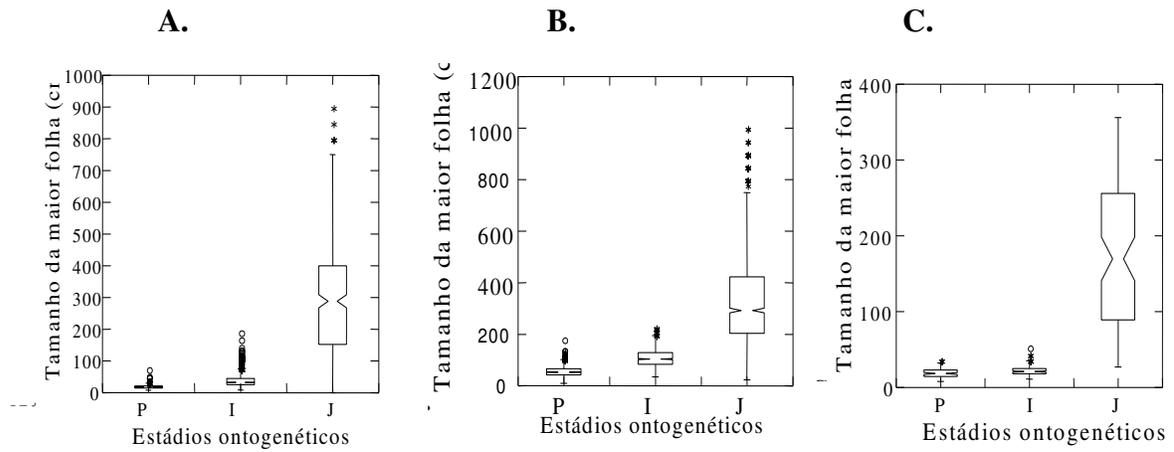


Figura 7. Tamanho da maior folha em cada estágio ontogenético de A. *O. bacaba* (n = 3513), B. *O. bataua* (n = 4801) e C. *O. minor* (n = 339) em que foi feita a medida de tamanho de folha: P-plântula; I-infante e J-juvenil. Informações adicionais: ver figura 4.

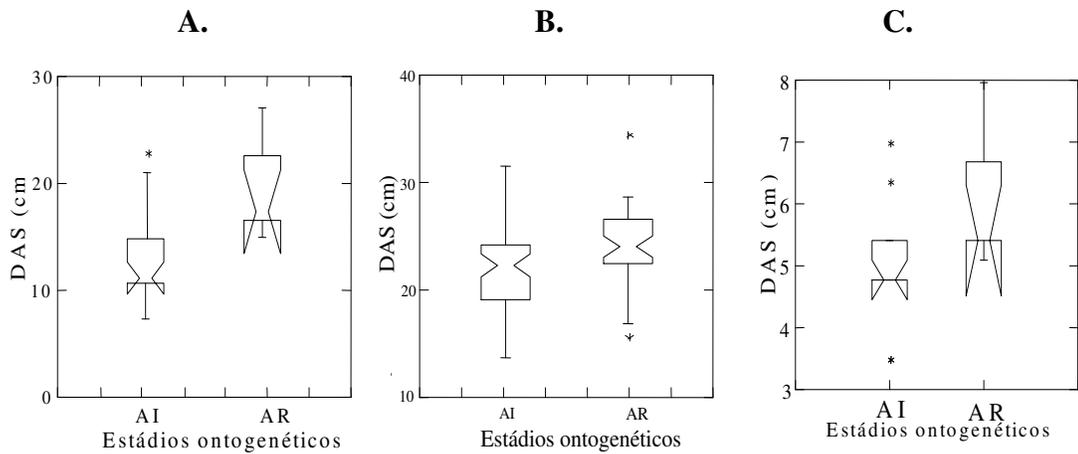


Figura 8. Diâmetro do estipe de A. *O. bacaba* (n = 25), B. *O. bataua* (n = 101) e C. *O. minor* (n = 15) para os indivíduos com caule acima do solo: AI-adulto imaturo e AR-adulto reprodutivo. Informações adicionais: ver figura 4.

Variação morfológica entre as espécies

O número de folhas das plântulas foi similar para as três espécies, variando de uma a seis folhas (Figura 9A), com média de folhas por indivíduo de 1,86 (DP= +- 1,04) para *O. bacaba*, 2,40 (DP= +- 0,98) para *O. bataua* e 2,20 (DP= +- 1,03) para *O. minor*. Para os infantes, o número de folhas foi similar somente para *O. bacaba* e *O. bataua*, variando de uma a sete, com média de 2,90 (DP= +- 1,11) e 3,15 (DP= +- 1,07) folhas por indivíduo, respectivamente (Figura 9B). Para os infantes de *O. minor*, o número de folhas variou de uma a seis, com média de 2,41 (DP= +- 1,02) folhas por indivíduo (Figura 9B). Para os juvenis, o número de folhas foi similar para as três espécies, variando de uma a sete folhas, com média de 3,11 (DP= +- 0,92) e 3,35 (DP= +- 0,95) folhas por indivíduo para *O. bacaba* e *O. bataua*, respectivamente; e 3,20 (DP= +-1,33) folhas por indivíduo de *O. minor* (Figura 9C).

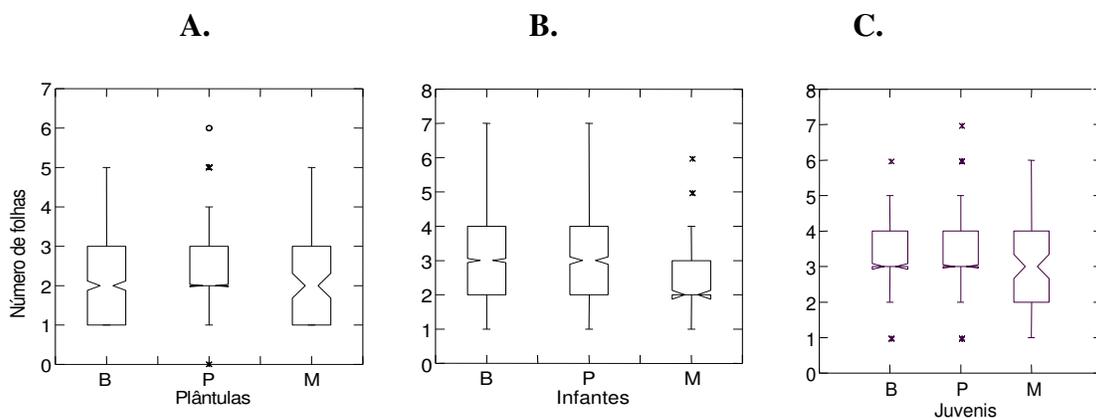


Figura 9. Número de folhas das A. plântulas (n = 3318), B. infantes (n = 3476) e C. juvenis (n = 1858) dos indivíduos de B-*O. bacaba*; P-*O. bataua* e M-*O. minor*. Informações adicionais: ver figura 4.

As plântulas de *O. bacaba* e *O. minor* apresentaram tamanho das folhas similar, sendo três vezes menores que as folhas das plântulas de *O. bataua* (Figura 10A). Para os infantes, as três espécies apresentaram tamanho de folhas diferentes (Figura 10B). Os infantes de *O. bacaba* possuem folhas duas vezes maiores que *O. minor*; e os infantes de *O. bataua* possuem folhas quase três vezes maiores que os de *O. bacaba*. Para os juvenis, a espécie *O. minor* apresentou folhas menores que as demais (Figura 10C), sendo que *O. bacaba* possui as folhas dos juvenis cerca de 1,75 vezes maior que *O. minor*; e *O. bataua* possui as folhas dos juvenis cerca de duas vezes maior que *O. minor*. *O. bataua* apresentou maior tamanho de folha em todos os estádios (Figura 10).

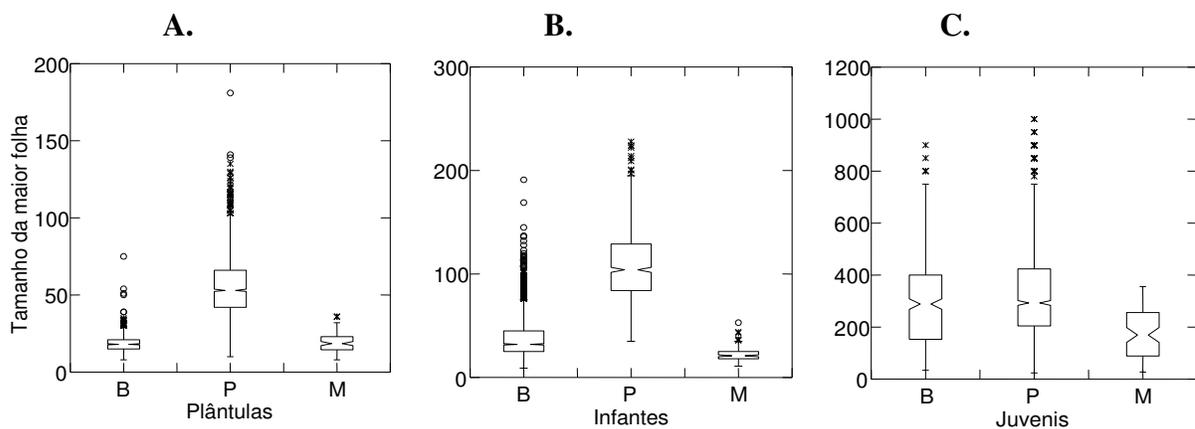


Figura 10. Tamanho das maiores folhas das A. plântulas (n = 3318), B. infantes (n = 3476) e C. juvenis (n = 1858) dos indivíduos de B-*O. bacaba*; P-*O. bataua* e M-*O. minor*. Informações adicionais: ver figura 4.

Para os indivíduos com estipe aéreo em que foi medida a altura até a abertura das folhas, observou-se que os adultos imaturos de *O. bataua* são mais altos que os das demais espécies (Figura 11A), mas os adultos reprodutivos de *O. bataua* apresentam altura similar à espécie *O. bacaba* (Figura 11B). Os adultos reprodutivos de *O. minor* são,

em média, quase três vezes menores que os adultos reprodutivos das demais espécies (Figura 11B).

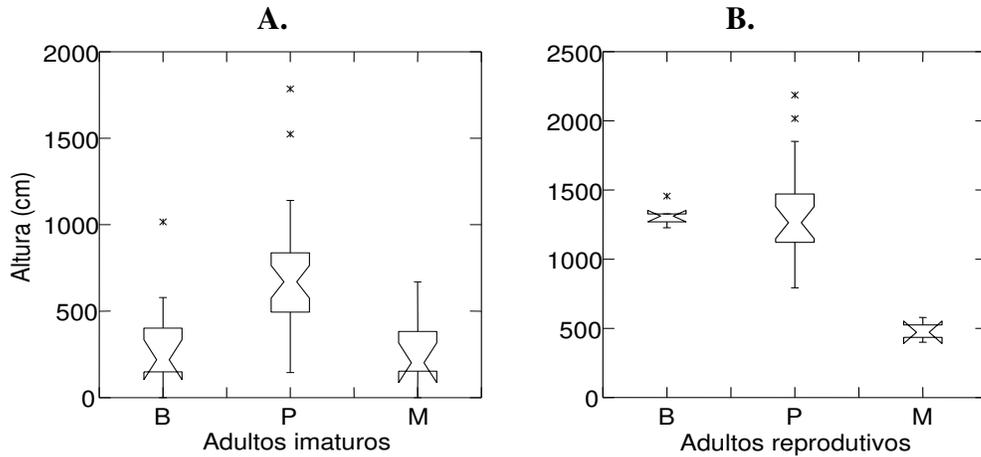


Figura 11. Altura dos A. adultos imaturos (n = 86) e B. adultos reprodutivos (n = 55) de B-*O. bacaba*; P-*O. bataua* e M-*O. minor*. Informações adicionais: ver figura 4.

Variação morfológica entre os habitats

As três espécies de palmeira não apresentaram diferenças morfológicas entre os habitats. O tamanho da maior folha apresentou diferença somente para os infantes de *O. bacaba* (Figura 12A), infantes de *O. bataua* (Figura 12B) e juvenis de *O. bataua* (Figura 12C). Entretanto, para os infantes de *O. bacaba* (Figura 13A), a observação do gráfico em uma escala menor mostra que não há diferença entre os habitats. Há diferença no tamanho da maior folha entre habitats apenas para os infantes de *O. bataua* (Figura 13B) e juvenis de *O. bataua* (Figura 13C). Para os infantes de *O. bataua*, houve diferença no tamanho das folhas entre os habitats de vertente e platô, mas as folhas foram menores nos baixios em relação às vertentes e platôs (Figura 13B). Para os juvenis de *O. bataua*, não houve diferença no tamanho das folhas entre os habitats de vertente e platô, mas as folhas foram maiores nos baixios em relação às vertente e platôs (Figura 13C). O número de

indivíduos de cada espécie e em cada estágio foi diferente (Tabela 3). As plântulas, infantes e juvenis de *O. bataua* ocorrem nas vertentes e platôs, mas não foi registrado nenhum indivíduo adulto.

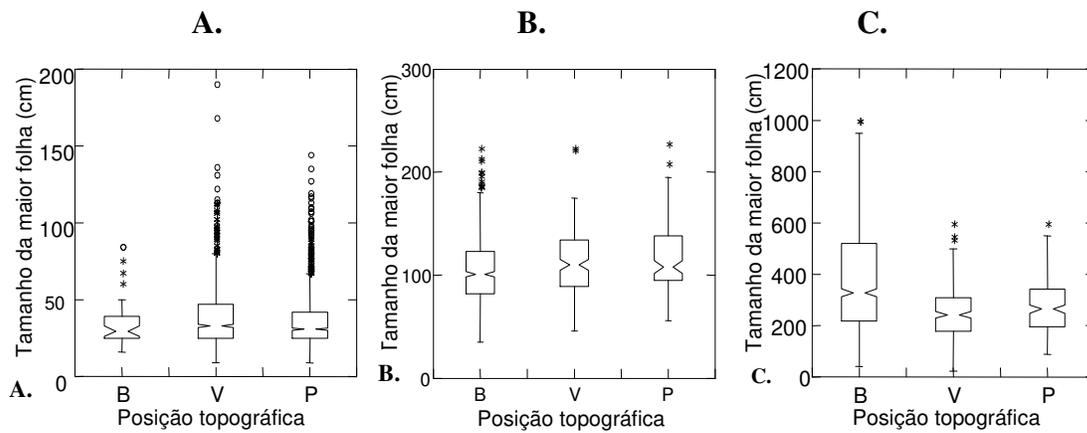


Figura 12. Tamanho da maior folha de A. infantes de *O. bacaba* (n = 2461), B. infantes de *O. bataua* (n = 860) e C. juvenis de *O. bataua* (n = 1401) entre os habitats de: B-baixio, V-vertente e P-platô. Informações adicionais: ver figura 4.

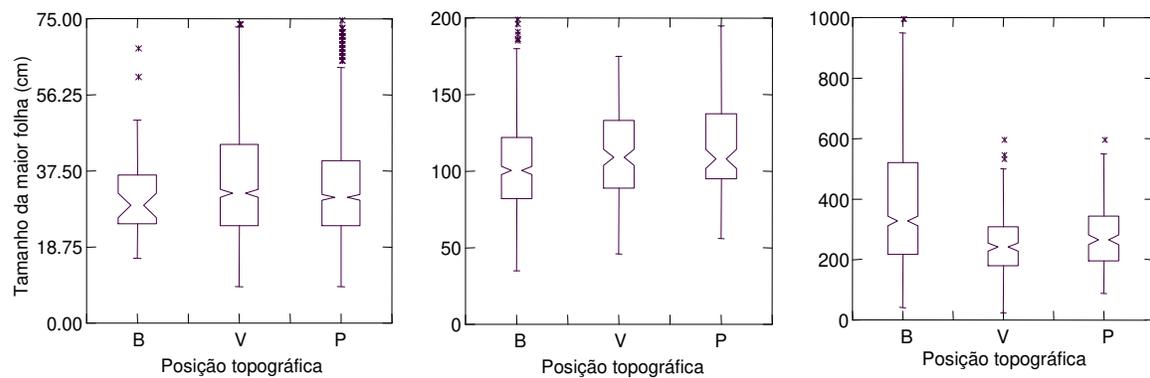


Figura 13. Tamanho da maior folha de A. infantes de *O. bacaba* (n = 2461), B. infantes de *O. bataua* (n = 860) e C. juvenis de *O. bataua* (n = 1401) entre os habitats de: B-baixio, V-vertente e P-platô. Gráfico similar à Figura 10, com redução da escala do eixo Y para facilitar a comparação entre os habitats. Valores extremos foram excluídos. Informações adicionais: ver figura 4.

Tabela 3. Número de indivíduos marcados nas parcelas, de cada estágio ontogenético, para cada espécie e por habitat (baixio, vertente e platô).

Espécie	Estádio	Baixio	Vertente	Platô
<i>O. bacaba</i>	Plântula	19	240	419
	Infante	42	1057	1362
	Juvenil	3	177	193
	Ad. Imaturo	0	6	13
	Ad. Reprod.	0	5	1
<i>O. bataua</i>	Plântula	1789	424	327
	Infante	562	181	117
	Juvenil	959	234	208
	Ad. Imaturo	57	0	0
	Ad. Reprod.	43	0	0
<i>O. minor</i>	Plântula	3	33	64
	Infante	0	59	96
	Juvenil	0	34	50
	Ad. Imaturo	0	4	6
	Ad. Reprod.	0	4	1

Discussão

De maneira geral, as três espécies de *Oenocarpus* apresentam alterações na morfologia foliar muito previsíveis, o que é comum em palmeiras e outras monocotiledôneas (Tomlinson & Jeffrey, 1990). As características morfológicas observadas para as plântulas das três espécies concordam com outros estudos que as descreveram, embora de forma menos detalhada (Henderson *et al.*, 1995; Miranda & Rabelo, 2006).

Não há até o momento nenhuma classificação de estádios ontogenéticos para *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor*. Outros estudos com essas espécies utilizaram somente uma das fases de desenvolvimento (Silva *et al.*, 2006; Queiroz & Bianco, 2009) ou utilizaram classes de tamanho para descrever a estrutura populacional (Brum *et al.*,

2008). Para a classificação dos estádios foram utilizadas características macro-morfológicas como formato das folhas, presença ou ausência de estipe aéreo e de estruturas reprodutivas, assim como outros estudos com palmeiras (Scariot, 1999; Souza et al, 2000; Portela, 2008). Para a espécie *O. minor* não foi possível, como sugere Gatsuk et al. (1980), considerar o início do crescimento clonal para classificação de estádios ontogenéticos, possivelmente devido ao baixo número de indivíduos encontrados, que não permitiu que identificássemos uma característica associada ao início do crescimento clonal da espécie, como um tamanho mínimo de folha ou um diâmetro mínimo de estipe.

Para as espécies *O. bacaba* e *O. minor*, a sequência de segmentação das folhas dos estádios de plântula para infante apresenta um padrão diferente do esperado, que seria um aumento gradual do número de segmentos com a transição de cada estágio ontogenético (van Valen, 1975). Entretanto, as primeiras folhas são palmadas, eventualmente há a presença de folha simples, depois se tornam bífidas e então as espécies passam a produzir folhas pinadas com número crescente de folíolos. Para a espécie *O. bataua*, há o aumento gradual do número de segmentos nas folhas com o desenvolvimento, embora raramente tenha sido observada a presença de folhas simples em plantas em campo. Em viveiro foi observada a presença de folhas “trífidas” em algumas plantas, que não foi observada em campo, o que pode ser uma característica rara para a espécie, ou um padrão que ocorre somente nas condições de viveiro.

O maior tamanho das sementes de *O. bataua* em relação às demais espécies pode estar relacionado ao maior tamanho das plântulas desta espécie, já que uma maior quantidade de reserva da semente favorece o desenvolvimento de plântulas maiores e

mais vigorosas (Howe, 1990). Essa estratégia pode ser vantajosa em habitats mais restritivos pelo encharcamento do solo (Parolin *et al.*, 2004), como os baixios.

Há um aumento no número de folhas, da altura das plantas e do diâmetro na altura do solo (DAS) com o desenvolvimento ontogénico e há maior variação dessas medidas nos estádios mais avançados do desenvolvimento, como descrito para outras espécies de palmeira (Souza *et al.*, 2000; Portela, 2008). O aumento no número de folhas em uma planta pode ocorrer devido a uma maior produção de folhas ou à maior longevidade foliar. Para algumas espécies de palmeira a taxa de produção de folhas não varia com o estágio ontogénico (Sarukhán, 1978, 1980 *apud* Piñero *et al.*, 1984; Carvalho *et al.*, 1999). Para palmeiras a longevidade foliar tende a ser maior que em outras famílias botânicas (Rogers & Clifford 1993), e as espécies de *Oenocarpus* podem aumentar o número de folhas com o desenvolvimento principalmente por produzir folhas com maior longevidade. É muito comum observar nas plantas em campo uma grande quantidade de líquens e fungos na superfície das folhas maiores (pinadas) das três espécies (observ. pessoal), sugerindo um maior tempo de vida dessas folhas, pois permite que esses organismos consigam se instalar.

A medida de altura para palmeiras que não apresentam estipe aéreo não é um bom indicativo de tamanho, pois conforme a folha cresce, a altura do solo até o topo das folhas diminui, pois a folha tende a cair em direção ao solo. Para os indivíduos com estipe aéreo, a altura do solo até o ponto de inserção da última bainha foliar pode ser usada como uma medida de tamanho. No caso das espécies estudadas isso se aplica somente para os indivíduos nos estádios adulto imaturo e adulto reprodutivo. Para os indivíduos sem estipe aéreo o comprimento das folhas pode ser uma medida para caracterizar tamanho

em palmeiras, pois estas tendem a aumentar com o desenvolvimento (Carvalho *et al.*, 1999; Souza *et al.*, 2000).

No caso das espécies estudadas o tamanho das folhas só foi determinado para os indivíduos de plântula, infante e juvenil. Algumas vezes o tamanho das folhas alcançados pelos juvenis é maior que os tamanhos de folhas dos indivíduos adultos (Henderson *et al.*, 1995), o que pode indicar a necessidade de maior área fotossintética nos indivíduos sem estipe aéreo para compensar a menor incidência luminosa no sub-bosque e favorecer a alocação de biomassa para o estipe que ainda irá emergir do solo, com maior resistência mecânica com o crescimento em altura (Rich *et al.*, 1986).

O tamanho dos indivíduos é uma característica importante, pois afeta a probabilidade de sobrevivência, fecundidade e habilidade competitiva (Weiner & Solbrig, 1984; White & Harper, 1970). Para palmeiras acaules durante pelo menos uma fase da vida, o aumento de tamanho das folhas implica na ocupação de maior área ao redor da planta, o que pode favorecer o aumento da taxa fotossintética pela maior superfície de contato das folhas com a luz que chega ao sub-bosque (Hogan, 1988). Uma estratégia alternativa ao crescimento em altura para alcançar estratos superiores da floresta. Mesmo assim, as espécies com estipe aéreo, como as do gênero *Oenocarpus*, podem utilizar essa estratégia durante a fase acaule da vida.

Apesar das três espécies possuírem estipe aéreo e altura similar (somente *O. minor* não chega ao sub-dossel), a estratégia de crescimento no início do desenvolvimento não parece ser a mesma. As espécies *O. bacaba* e *O. bataua* parecem investir mais na produção de folhas durante os estádios plântula e infante. A partir do estágio juvenil, *O. bacaba* e *O. bataua* parecem investir mais em tamanho, com a

produção de folhas oito e três vezes maiores, respectivamente. A produção de folhas maiores representa um custo metabólico mais alto para a planta e, portanto, deve ocorrer somente em locais em que luminosidade e atividade fotossintética compensem os custos de produção das folhas (Chazdon, 1986). Já a espécie *O. minor* parece apresentar o mesmo número de folhas nos estádios de plântula e infante. Já no estágio juvenil, apresenta, em média, uma folha a mais e folhas cerca de oito vezes maiores que os infantes.

As palmeiras arbóreas compensam parte dos requerimentos para suporte mecânico durante o crescimento em altura pelo desenvolvimento inicial de um estipe com diâmetro suficiente para sustentá-la (Rich *et al.*, 1986). Com relação aos indivíduos adultos, somente *O. bacaba* apresentou diferença no DAS entre os estádios imaturos e reprodutivos, o que pode indicar uma maior necessidade de alocação de biomassa para a reprodução. A espécie emerge do solo com um DAS menor (7 cm) em relação à *O. bataua* (14 cm), mas o DAS mínimo em foi encontrada marca de reprodução foi muito similar entre as duas espécies (14 cm para *O. bacaba* e 15 cm *O. bataua*).

As medidas morfométricas dos estádios, de maneira geral, não variam com o ambiente, como era esperado, exceto para infantes e juvenis de *O. bataua* pois, provavelmente, já há limitação no seu crescimento nos habitats de vertente e platô, enquanto que no baixio continuam a crescer e alcançam tamanhos maiores de folhas. Para algumas espécies de palmeira do gênero *Geonoma*, foi observado que as relações entre morfologia das folhas e tamanho das plantas refletem padrões ontogenéticos constantes e não respostas às condições ambientais (Chazdon, 1991) e as espécies de *Oenocarpus* deste estudo parecem não alterar seu tamanho ou morfologia nos diferentes habitats e

condições ambientais. Por outro lado, parecem não completar o ciclo de vida em todos os habitats. Há uma limitação no estabelecimento desde a fase de plântula para as três espécies. O número de plântulas de *O. bataua* nas vertentes e platôs é quatro e cinco vezes menor, respectivamente, que o número de plântulas desta espécie nos baixios. Entretanto, a proporção do número de plântulas e adultos não se mantém em todos os habitats, o que indica que há uma limitação no recrutamento nos estádios mais avançados.

Além disso, as espécies *O. bacaba* e *O. minor* são muito similares morfológicamente no início do desenvolvimento e parecem se diferenciar a partir do estágio juvenil em relação à arquitetura da planta e estrato da floresta que ocupam. Já *O. bataua* e *O. bacaba* apresentam mais semelhanças morfológicas a partir do estágio juvenil, ambas ocupando o mesmo estrato da floresta. Entretanto, há uma diferenciação nos habitats que ocupam, pois há uma restrição dos adultos de *O. bataua* aos habitats de baixo e de *O. bacaba* aos habitats de vertente e platô que, em escala local, poderia ser causada por uma especialização de habitat por plantas aparentadas (Gentry, 1989).

Referências Bibliográficas

- AYRES, M., AYRES JR., M., AYRES, D. L. & SANTOS, A. A. S. 2009. **BioEstat 5: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biomédicas**. Sociedade Cível Mamirauá: Belém, PA-Brasil. 324p. Instituto Mamirauá
- BRUM, H.D., NASCIMENTO, H.E.M., LAURANCE, W.F., ANDRADE, A.C.S., LAURANCE, S.G. & LUIZÃO, R.C.C. 2008. Rainforest fragmentation and the demography of the economically important palm *Oenocarpus bacaba* in Central Amazonia. **Plant ecology** 199: 209-215.

- CAMARGO, J.L.C.; FERRAZ, I.D.K.; MESQUITA, M.R.; SANTOS, B.A. & BRUM, H.D. 2008. **Guia de Propágulos e Plântulas da Amazônia**. 1 ed. Manaus: INPA. V.1. 168 p.
- CARVALHO, R.M.; MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. 1999. Leaf Ecology of Pre-reproductive Ontogenetic Stages of the Palm Tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). **Annals of Botany**, 83: 225-233.
- CHAZDON, R. 1986. Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. **Principes**, 30: 92-99.
- CHAZDON, R. 1991. Plant Size and Form in *Geonoma*. **American Journal of Botany**, 78: 680-694.
- CHAZDON, R. & PEARCY, R.W. 1991. The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. **BioScience**, 41: 760-766.
- GATSUK, L.E.; SMIRNOVA, O.V.; VORONTZOVA, L.I.; ZAUGOLNOVA, L.B.; ZHUKOVA, L.A. 1980. Age States of Plants of Various Growth Forms: A Review. **Journal of Ecology**, 68: 675-696.
- GENTRY, A.H. 1989. Speciation in Tropical Forests. *In*: Holm-Nielsen, L.B.; Nielsen, I.C. & Baslev, H. **Tropical Forest: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity**. Academic Press, London. Pp. 113-134.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. 1995. **Field Guide to the palms of the Americas**. Princeton University Press, New Jersey.
- HENDERSON, F. 2006. Morphology and Anatomy of palm seedlings. **The Botanical Review**, 72: 273-329.

- HOGAN, K.P. 1988. Photosynthesis in Two Neotropical Palm Species. **Functional Ecology**, 2:371-377.
- HOWE, H. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: Effects of herbivory and canopy closure. **Journal of Tropical Ecology**, 6:259-280.
- MCGILL, R.; TUKEY, J.W. & LARSEN, W.A. 1978. Variations of Box Plots. **The American Statistician**, 32: 12-16.
- MIRANDA, I.P.A. & RABELO, A. 2006. **Guia de Identificação das Palmeiras de um Fragmento Florestal Urbano**. Manaus: editora da Universidade Federal do Amazonas/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 228p.
- MISSOURI BOTANICAL GARDEN, 2010. Disponível em www.mobot.org
- NAKAZONO, E.M. & PIEDADE, M.T.F. 2004. Biologia e ecologia do arumã, *Ischnosiphon polyphyllus* (Marantaceae), no arquipélago de Anavilhanas, Rio Negro, Amazônia Central. **Revista Brasileira de Botânica**, 27: 421:428.
- NOGUEIRA JR, L.R.; FISCH, S.T.V. & BALLESTERO, S.D. 2003. Influência da Umidade do solo no desenvolvimento inicial de plantas do palmitheiro *Euterpe edulis* Mart. em Floresta Nativa. **Revista de Biociências**, 9: 7-13.
- PAROLIN, P.; SIMONE, O.D.; HAASE, K.; WALDHOFF, D.; ROTTENBERGER, S.; KUHN, U.; KEESSELMEIER, J.; KLEISS, B. & SCHMIDT, W.J. 2004. Central Amazonian Floodplain Forest: Tree adaptation in a pulsing system. **The Botanical Review**, 70: 357-380.

- PIÑERO, D., MARTINEZ-RAMOS, M. & SARUKHAN, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a Sensitivity Analysis of its Finite Rate of Increase. **Journal of Ecology**, 72: 977-991.
- PORTELA, R.C.Q. 2008. **Ecologia populacional de três espécies de palmeiras em uma paisagem fragmentada no domínio Mata Atlântica, RJ**. Tese de doutorado. Campinas – SP. UNICAMP.
- QUEIROZ, M.S. M. & BIANCO, R. 2009. Morfologia e desenvolvimento germinativo de *Oenocarpus bacaba* Mart. (Arecaceae) da Amazônia Ocidental. **Árvore** 33: 1037-1042.
- RADAMBRASIL, 1978. **Projeto RadamBrasil – Programa de integração nacional: Levantamento de Recursos Naturais**. Ministério de Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, vol. 18. Rio de Janeiro, Brasil. 561 p.
- RICH, P.M.; HELENURUM, K.; KEARNS, D.; MORSE, S.R; PALMER, M.W. & SHORT, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, 113: 241-246.
- ROGERS, R.W. & CLIFFORD, H.T. 1993. The Taxonomic and Evolutionary Significance of Leaf Longevity. **New Phytologist**, 123:811-821.
- SCARIOT, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in Central Amazonia. **Journal of Ecology**, 87: 66-76.

- SILVA, B.M.S.; CESARINO, F.; LIMA, J.D.; PANTOJA, T.F. & MÔRO, F.V. 2006. Germinação de sementes e emergência de plântulas de *Oenocarpus minor* Mart. (Arecaceae). **Revista Brasileira de Fruticultura**, 28: 289-292.
- SOUZA, A.F., MARTINS, F.R. & SILVA-MATOS, D.M. 2000. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. **Canadian Journal of Botany** 78: 1227-1237.
- TOMLINSON, P.B. & JEFFREY, E.C. 1990. **The Structural Biology of Palms**. Clarendon Press. Oxford.
- WEINER, J & SOLBRIG, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. **Oecologia** 61:334-336.
- WILKINSON, L. 2004. **Systat: The System for Statistics**. Evanston, IL, Systat Inc.
- WHITE, J. & HARPER, J.L. 1970. Correlated Changes in Plant Size and Number in Plant Population. **Journal of Ecology**, 58: 467-485.

CAPÍTULO 3

Germinação e crescimento inicial de três espécies do gênero *Oenocarpus* (Arecaceae)

Resumo

Na Amazônia Central, as palmeiras de porte arbóreo do gênero *Oenocarpus* (*O. bacaba*, *O. bataua* e *O. minor*) ocorrem em abundância e seus diferentes estádios ontogenéticos apresentam distribuição espacial distinta ao longo do gradiente topográfico da região. As espécies de áreas alagáveis da Amazônia tendem a apresentar duas estratégias para favorecer o estabelecimento das plântulas: tolerância ao encharcamento do solo ou crescimento rápido como forma de escape da submergência pela água. As características das sementes, a germinação e o crescimento inicial das plantas em diferentes condições ambientais pode ajudar a compreender a distribuição espacial dos diferentes estádios ontogenéticos observada em campo. Testamos a germinação das sementes e o crescimento das plântulas das três espécies de *Oenocarpus* em solos com diferentes texturas e quantidade de água. O objetivo foi verificar se a taxa de germinação e o crescimento inicial de plântulas das espécies *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* são alteradas conforme as proporções de areia e argila e encharcamento ou não do substrato, que representam as principais diferenças entre os solos dos habitats (baixio, vertente e platô) das florestas de terra firme da região. A maior taxa de germinação e de crescimento inicial para cada espécie foi observada nos tratamentos que reproduzem condições diferentes dos habitats em que são encontrados os indivíduos adultos das espécies em campo, indicando que, provavelmente, a fase em que é definida a distribuição dos indivíduos reprodutivos em campo não é a fase de plântula.

Introdução

Muitas espécies de florestas tropicais apresentam crescimento lento e vida longa (Kerner, 1984), permanecendo por períodos longos em um mesmo estágio ontogenético (Piñero *et al.*, 1984;). Em função disso, avaliar o crescimento de plantas em campo torna-se uma tarefa difícil quando o objetivo é entender quais fatores afetam o desenvolvimento dos indivíduos. Escolher os fatores mais importantes que afetam o crescimento das plantas e avaliá-los de forma independente e controlada também exige cuidado, pois muitas vezes um efeito é consequência da interação de outros fatores e processos, principalmente em florestas tropicais.

Na Amazônia Central, por exemplo, as palmeiras de porte arbóreo *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* (Arecaceae) ocorrem em abundância em florestas de terra firme e seus diferentes estágios ontogenéticos apresentam distribuição espacial distinta ao longo do gradiente topográfico da região, caracterizado por habitats de baixios, vertentes e platôs. Pouco se sabe sobre quais fatores afetam a distribuição espacial de cada fase de vida das espécies de *Oenocarpus*, mas os fatores que visivelmente diferem entre os habitats são a quantidade de água e a textura do solo. O gradiente topográfico é acompanhado por variação nas características físicas e químicas do solo que distinguem os habitats de baixios das vertentes e platôs, principalmente pelos baixios apresentarem maior quantidade de areia, maior teor de água no solo, maior concentração de fósforo e pH menos ácido (ver Capítulo 1).

Nas áreas alagáveis da Amazônia, as espécies tendem a apresentar duas estratégias para favorecer o estabelecimento das plântulas: tolerância ao encharcamento

do solo ou crescimento rápido como forma de escape da submergência pela água (Parolin, 2002). Nesse sentido, as características morfológicas das sementes e a germinação e crescimento inicial das plantas em diferentes condições de textura e encharcamento do solo pode ajudar a compreender a distribuição espacial dos diferentes estádios ontogenéticos observados em campo.

Neste estudo, testamos a germinação das sementes e o crescimento das plântulas das três espécies de *Oenocarpus* em solos com diferentes texturas e quantidade de água. Conhecer os fatores que podem afetar o desempenho de uma espécie em determinado estágio pode ajudar a compreender quais as mudanças fisiológicas que as plantas podem sofrer ao longo da vida, até atingir o estágio reprodutivo.

O objetivo deste estudo foi verificar se a taxa de germinação das sementes e o crescimento inicial das espécies *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* são afetados por substratos com diferentes texturas e quantidade de água. Se a distribuição espacial dos indivíduos adultos é determinada pelo desempenho inicial dos indivíduos nas condições de estabelecimento, espera-se que a germinação e o crescimento inicial de *O. bataua* sejam maiores no tratamentos com solo arenoso e encharcado, enquanto que para *O. bacaba* e *O. minor* a germinação e o crescimento inicial sejam maiores nos tratamentos argilosos e não-encharcados. Por outro lado, se a distribuição espacial dos indivíduos adultos não é determinada pelo desempenho inicial dos indivíduos nas condições de estabelecimento, espera-se que a germinação e o crescimento inicial das três espécies não sejam afetados pelos tratamentos.

Material e métodos

Os frutos das três espécies de *Oenocarpus* foram coletados diretamente das palmeiras. As coletas foram feitas nas reservas Cabo Frio e Km 41, pertencentes à Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE-PDBFF), a cerca de 80 km ao Norte de Manaus-AM (2°25'S, 59°50'O) nos meses de maio e novembro de 2009. A época de floração de *O. bacaba* e *O. bataua* geralmente ocorre na época seca (maio a setembro) (Henderson *et al.*, 2000), mas muitas vezes a reprodução apresenta ciclos supranuais e irregulares (Henderson, 1995; Henderson *et al.*, 2000). A espécie *O. minor* apresenta floração na época chuvosa, mas com variação no mês de floração e no número de indivíduos florescendo no período de três anos (Henderson *et al.*, 2000).

Depois de coletados, os frutos foram levados para o Laboratório de Sementes do INPA em Manaus e despolidos para a separação das sementes. Logo em seguida, as sementes foram semeadas sob quatro tratamentos para testar os efeitos de substratos de areia e argila; e encharcados e não encharcados na germinação e desenvolvimento inicial. Em cada tratamento, as sementes foram cobertas com cerca de 1 cm de substrato. Os tratamentos para cada espécie foram os seguintes:

(1) textura do substrato: dois tratamentos com substrato de granulometria grossa (arenosa) e fina (argilosa). A areia usada é a mesma usada em construção civil, e foi lavada com água corrente antes da montagem do experimento. O substrato argiloso é comum na região da Amazônia Central e foi coletado na cidade de Manaus. Foi separada a matéria orgânica, como raízes e folhas, antes da montagem do experimento.

(2) encharcamento do substrato: dois tratamentos, um com o substrato encharcado constantemente (“encharcado”), mantendo-se um recipiente com fundo fechado embaixo

da caixa em que foi feita a sementeira; e outro em que a água escoasse por baixo da caixa (“não-encharcado”). O objetivo foi simular a situação encontrada nos baixios, onde o solo está constantemente encharcado e em platô onde o solo permanece úmido, mas não encharcado durante a maior parte do tempo.

Cada tratamento de textura do substrato foi cruzado com os tratamentos de umidade do substrato, de forma que tanto o substrato arenoso quanto o argiloso foram submetidos à situação de encharque e não-encharque. Foram, portanto, quatro tratamentos para cada espécie. Para cada espécie, as sementes coletadas de cada cacho de fruto foram misturadas em uma bacia, de onde foi retirado o número de sementes necessário para a realização dos experimentos.

Foram coletados seis cachos de frutos de *O. bacaba*, um cacho de *O. bataua* e dois cachos de *O. minor*, no mês de abril de 2009, nas reservas Cabo Frio e Km 41. Após cinco meses, foi coletado mais um cacho de *O. bacaba* e um de *O. bataua*, mas não foram encontrados frutos maduros de *O. minor*. Por isso, foram feitas seis repetições de cada tratamento para *O. bacaba* (com frutos de sete matrizes e) e *O. bataua* (com frutos de duas matrizes) e três repetições para *O. minor* (com frutos de duas matrizes).

Todas as caixas foram regadas a cada dois dias e foi anotado o número de sementes germinadas a cada dois dias. O critério para germinação foi a emissão da parte aérea acima do substrato (Camargo *et al.*, 2008). O critério para formação da plântula foi a expansão completa da lâmina da primeira folha. Para a avaliação do crescimento, as plântulas foram transplantadas para sacos plásticos individuais e os tratamentos de textura e umidade do solo foram mantidos. Foram feitas medidas do tamanho e número de folhas dos indivíduos que germinaram após o transplante e duas medidas subsequentes após dois

e quatro meses. As medidas de crescimento foram baseadas nas diferenças no tamanho da maior folha (da base do pecíolo até o ápice foliar) entre a última e a primeira medida. Em cada observação foi contado o número de folhas com lâmina completamente expandida e as folhas novas ainda em forma de lança ou em expansão foram consideradas como ½ folha, para que pudessem ser contabilizadas e não tivessem o mesmo valor numérico que uma folha completamente expandida.

Análises – Os gráficos do tipo “box-plot” foram usados para avaliar diferenças na germinação das espécies em cada tratamento e no crescimento e número de folhas dos indivíduos entre as medidas. Foram incluídos os intervalos de confiança de 95% ao redor da mediana, que permite a comparação entre os tratamentos. A ausência de sobreposição dos intervalos de confiança das medianas indica diferença significativa entre os tratamentos (McGill et al., 1978). As diferenças nas taxas de germinação entre as espécies e entre os tratamentos foram analisadas através de um modelo linear (GLM), que pode ser usado para dados que não apresentam distribuição normal (Bolker *et al.*, 2008) e para analisar a interação entre todos os fatores, no caso, tratamentos e espécies. Foi utilizado o programas Systat 11 (Wilkinson, 2004).

Resultados

Germinação das sementes - As espécies *O. bacaba* e *O. bataua* apresentaram 17 e 40 vezes mais sementes germinadas que *O. minor* considerando a primeira repetição do experimento. *O. bataua* e *O. bacaba* apresentaram emergência da plântula mais lenta, porém com maior sucesso, pois houve maior porcentagem de germinação em relação à *O. minor* (Tabela 1).

Tabela 1. Número de sementes germinadas, tempo para germinação, tempo para formação da plântula, tempo para germinação de 50% das sementes e porcentagem de germinação total para as três espécies de *Oenocarpus* sp.

	n	Emergência (dias)	Plântula (dias)	Germ. de 50% (dias)	Germ. Total (%)
<i>O. bacaba</i>	236	45 (28 – 117)	100 (72 - 211)	52 (28 - 117)	46,27 (6,6 - 93,3)
<i>O. bataua</i>	349	44 (33 - 74)	103 (94 - 137)	48 (45 - 54)	61,23 (6,7 - 100)
<i>O. minor</i>	5	31 (28 - 33)	57 (54 - 61)	33 (28 - 38)	5,56 (3,3 - 10)

Houve diferença na taxa de germinação entre as espécies ($p < 0,001$; GL= 2; $F = 36,993$), entre os tratamentos ($p < 0,001$; GL= 3; $F = 40,495$) e entre as espécies dependendo do tratamento ($p < 0,001$; GL= 6; $F = 6,841$). As três espécies apresentaram as maiores taxas de germinação nos tratamentos não-encharcados, independente do substrato ser argila ou areia (Figura 1). Para *O. bacaba*, a menor taxa de germinação foi para os tratamentos “argila encharcada” e “areia encharcada” (Figura 1A). A maior taxa de germinação ocorreu no tratamento “areia não-encharcada”, seguido do tratamento “argila não-encharcada” e depois “argila encharcada” (Figura 1A). A espécie *O. bataua* apresentou as maiores taxas de germinação dentre as três espécies em todos os tratamentos. O tratamento “areia encharcada” apresentou a menor taxa de germinação para a espécie (Figura 1B). A espécie *O. minor* apresentou as menores taxas de germinação em todos os tratamentos. Somente nos tratamentos não-encharcados houve germinação, não havendo diferença entre os substratos (Figura 1C).

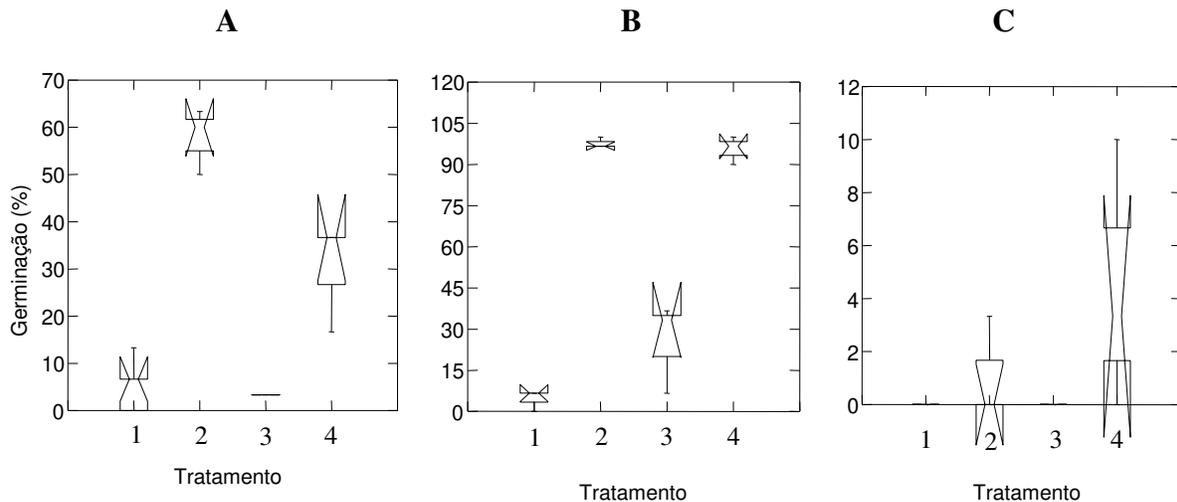


Figura 1. Germinação de A. *O. bacaba*; B. *O. bataua* e C. *O. minor* em função dos quatro tratamentos: 1-“areia encharcada”, 2-“areia não-encharcada”, 3-“argila encharcada” e 4-“argila não-encharcada”. Cada caixa representa 50% dos valores centrais da distribuição, limitados pelo primeiro (inferior) e terceiro quartis (superior). A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 95% ao redor da mediana.

Crescimento - Para determinar diferenças no crescimento das espécies, nem todos os tratamentos puderam ser analisados, pois para alguns o número de sementes que germinaram foi baixo. Nenhuma plântula de *O. minor* sobreviveu até o transplante. Para *O. bacaba*, somente os indivíduos crescendo sob o tratamento “areia não-encharcada” foram considerados. Para *O. bataua*, somente os indivíduos sob o tratamento “areia encharcada” não foram analisados por serem poucos. O crescimento dos indivíduos após 4 meses foi similar para *O. bacaba* e *O. bataua*, havendo diferença somente para os indivíduos de *O. bataua* sob o tratamento “argila encharcada”, que apresentaram crescimento maior, mas não diferindo do crescimento de *O. bataua* sob o tratamento “argila não-encharcada” (Figura 2).

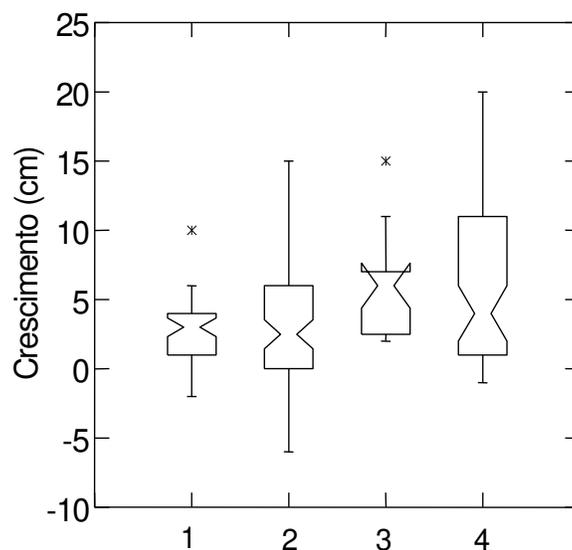


Figura 2. Crescimento da maior folha de 1. *O. bacaba* sob o tratamento “areia não-encharcada”; 2. *O. bataua* sob o tratamento “areia não-encharcada”; 3. *O. bataua* sob o tratamento “argila encharcada”; e 4. *O. bataua* sob o tratamento “argila não-encharcada”. Informações adicionais: ver figura 1.

O número de folhas aumentou nas duas medidas subseqüentes que foram feitas para *O. bacaba* (Figura 3A) e *O. bataua* (Figura 3B). A primeira medida do número de folhas para as duas espécies indica que essa característica varia pouco para os indivíduos de *O. bacaba* (Figura 3A) e *O. bataua* (Figura 3B) no início do desenvolvimento.

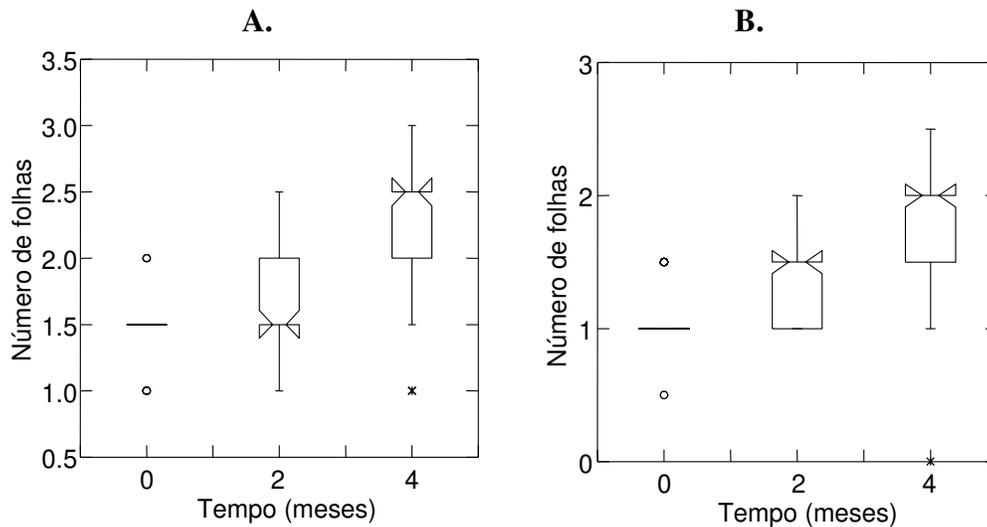


Figura 3. Número de folhas de A. *O. bacaba* e de B. *O. bataua* nas três medidas realizadas no período de quatro meses. Informações adicionais: ver figura 1

Discussão

A germinação das três espécies submetidas aos tratamentos foi mais lenta comparada à germinação das mesmas espécies observada por Ferraz *et al.* (dados não publicados) em estudo realizado em viveiro, com sementes colocadas em substrato de areia lavada e 2 cm de vermiculita de granulação média para cobrir as sementes. Nos dois casos, a germinação dessas três espécies de *Oenocarpus* foi mais rápida do que a observada para outras espécies de palmeira da Amazônia, como *Bactris gasipaes*, que apresenta dormência variável de 1,5 a 14 meses (Mora Urpi, 1979) e *Astrocaryum aculeatum*, com tempo médio para germinação de 99 dias (Gentil & Ferreira, 2005).

Os tratamentos realizados não levaram em consideração as diferenças em outros atributos do solo, como quantidade de nutrientes e pH. Como esses parâmetros também são afetados pela textura e capacidade de drenagem de água do solo, parte das diferenças

na germinação associadas à textura pode ser devido a outros fatores que não foram controlados.

A taxa de germinação variou entre as espécies, mas todas apresentaram maior taxa de germinação nos tratamentos não-encharcados, indicando que o encharcamento do solo pode ser prejudicial para a germinação, provavelmente pela falta de oxigênio (Schulze *et al.*, 2002) e posterior acúmulo de etanol durante as reações de quebra da glicose durante o crescimento da planta (Crawford, 1977). Para *O. bacaba*, os indivíduos só se desenvolveram no tratamento “areia não-encharcada”, provavelmente porque a espécie não tolera encharcamento desde a fase de semente. Os adultos desta espécie, na Amazônia Central, ocorrem nos habitats de vertente e platô (Ribeiro *et al.*, 1999). O desenvolvimento de *O. bataua* foi maior nos tratamentos com solo argiloso. O maior crescimento dessa espécie em relação à *O. bacaba*, associado ao maior tamanho das sementes (Capítulo 2) pode ser uma estratégia de escape à inundação nos habitats de baixo (Parolin *et al.*, 2004).

Os adultos de *O. bataua*, na Amazônia Central, só ocorrem em solos arenosos e encharcados, próximo aos igarapés (Ribeiro *et al.*, 1999). Portanto, os adultos das espécies *O. bacaba* e *O. bataua* ocorrem em solos com características diferentes daquelas dos substratos experimentais em que foi observado melhor desenvolvimento inicial em viveiro. Nesse caso, os requerimentos das plântulas podem ser diferentes dos requerimentos dos adultos, como já descrito para espécies do gênero *Oenocarpus* em relação ao requerimento de luz durante a ontogenia (Svenning, 1999) e para espécies arbóreas em relação à associação com habitats em diferentes cotas altimétricas (Comita *et al.*, 2007). Por outro lado, as espécies podem ser tolerantes a determinadas condições no

estádio inicial do desenvolvimento, mesmo não sendo condições favoráveis para a manutenção da população até o estágio reprodutivo, um caso de efeito de massa, em que os indivíduos de uma espécie se estabelecem em locais que não podem manter populações viáveis (Shmida & Wilson, 1985).

O desempenho dos indivíduos em determinadas condições ambientais pode indicar uma especialização de habitat. Os resultados dos experimentos em viveiro somado à distribuição das espécies em campo podem indicar que as espécies *O. bacaba* e *O. minor* são especialistas aos habitats não-encharcados como as vertentes e platôs, pelo fato dos indivíduos não se desenvolverem nos tratamentos encharcados. Por outro lado, a espécie *O. bataua* pode ser uma espécie generalista que durante fases iniciais do ciclo de vida se desenvolveu em locais não-encharcados nos experimentos em viveiro, mas que se restringe aos habitats encharcados quando adulta. Dessa forma, a espécie pode ser expulsa por competição das vertentes e platôs e fica restrita às áreas de baixio por possuir tolerância ao encharcamento. Além disso, a espécie, mesmo nos habitats de baixio, parece se desenvolver em condições específicas. Em baixios com solo muito encharcado é comum encontrar plântulas de *O. bataua* em montes de substrato e folhas acima do solo (observ. pessoal), o que pode concordar com a intolerância da espécie à locais extremamente encharcados no início do desenvolvimento. A ocorrência de indivíduos adultos de *O. bataua* em locais encharcados, com parte do estipe submerso, pode ser consequência de um estabelecimento em condições diferentes. Nos baixios, a dinâmica de encharcamento é grande. O leito dos igarapés e o grau de encharcamento que a área sofre podem variar ao longo do ano. Portanto, as condições de encharcamento do local em que se encontra um indivíduo adulto pode não ter sido a mesma no momento da germinação e

do estabelecimento das plântulas. Da mesma forma, os tratamentos em viveiro podem ter causado uma situação de encharcamento extrema, que dificultou o desenvolvimento das plantas.

Um maior número de sementes, de um maior número de matrizes para o desenvolvimento dos experimentos pode gerar dados mais precisos sobre os efeitos do ambiente no desenvolvimento das três espécies, especialmente para a espécie *O. minor*. Informações adicionais sobre crescimento das raízes e taxa fotossintética, se possíveis de serem obtidas, podem contribuir para o melhor entendimento do investimento das plantas em diferentes habitats e em diferentes fases do desenvolvimento.

Futuros experimentos podem realizar semeadura e/ou transplantes recíprocos em campo de indivíduos em diferentes estádios de vida nos diferentes habitats, com o objetivo de acompanhar o desenvolvimento em condições naturais e avaliar o desempenho das espécies na presença de fatores bióticos, como herbívoros, que podem ser importantes na especialização de habitats de espécies aparentadas, principalmente no início do desenvolvimento (Fine *et al.*, 2004).

Referências Bibliográficas

BOLKER, B.M.; BROOKS, CLARK, C.J.; GEANGE, S.W.; POULSEN, J.R.;

STEVENS, H.H. & WHITE, J.S.S. 2008. Generalized mixed models: a practical guide for ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, 24: 127 – 135.

COMITA, L.S.; CONDIT, R.; HUBELL, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. **Journal of Ecology**, 95: 482-492.

- CRAWFORD, R.M.M. 1977. Tolerance of Anoxia and Ethanol Metabolism in Germinating Seeds. **New Phytologist**, 79: 511-517.
- FERREIRA, S.A.N. 2005. Pupunha, *Bactris gasipaes* Kunth. In: Ferraz, I.D.K. & Camargo, J.L.C. (Eds.) **Manual de Sementes da Amazônia**. Fascículo 5, INPA, Manaus-AM. 12p.
- FINE, P.V.A.; MESONES, I. & COLEY, P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian Forests. **Science**, 305: 663 – 665.
- GENTIL, D.F. & FERREIRA, S.A.N. 2005. Morfologia da plântula em desenvolvimento de *Astrocaryum aculeatum* Meyer (Arecaceae). **Acta Amazonica**, 35: 337-342.
- KERNER, A. 1984. **The Natural History of Plants. Their Forms, Growth, Reproduction and Distribution**. Blackie & Son, London.
- MARQUES, J.D.O. 2009. Influência de atributos físicos e hídricos do solo na dinâmica do carbono orgânico sob diferentes coberturas vegetais na Amazônia Central. **Tese de Doutorado**. INPA/UFAM. Manaus. 277p.
- MCGILL, R.; TUKEY, J.W. & LARSEN, W.A. 1978. Variations of Box Plots. **The American Statistician**, 32: 12-16.
- MORA URPI, J. 1979. Método Prático para Germinación de Semillas de Pejibaye. **ASBANA**, 3: 14-15.
- PAROLIN, P.; SIMONE, O.D.; HAASE, K.; WALDHOFF, D.; ROTTENBERGER, S.; KUHN, U.; KEESSELMEIER, J.; KLEISS, B. & SCHMIDT, W.J. 2004. Central Amazonian Floodplain Forest: Tree adaptation in a pulsing system. **The Botanical Review**, 70: 357-380.

- PIÑERO, D., MARTINEZ-RAMOS, M. & SARUKHAN, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a Sensitivity Analysis of its Finite Rate of Increase. **Journal of Ecology**, 72: 977-991.
- RIBEIRO, J.E.L.S., HOPKINS, M.J.G., VICENTINI A., SOTHERS C.A., COSTA, M.A. DA S., BRITO, J.M., SOUZA, M.A.D., MARTINS, L.H.P., LOHMANN, L.G., ASSUNÇÃO, P.A.C.L., PEREIRA, E.C., SILVA, C.F., MESQUITA, M.R. & PROCÓPIO, L.C. 1999. **Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central**. Manaus: INPA. 816p.
- SCHULZE, E.D.; BECK, E. & MÜLLER-HOHENSTEIN, K. 2002. **Plant Ecology**, Springer-Verlag, New York.
- SHMIDA, A. & WILSON, M.V. 1985. Biological Determinants of Species Diversity. **Journal of Biogeography**, 12: 1-20.
- SVENNING, J.C. 1999. Recruitment of tall arboreal palms in the Yasuní National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? **Journal of Tropical Ecology** 15: 355-366.
- WILKINSON, L. 2004. **Systat 11: The system for statistics**. Evanston, IL, Systat Inc.
- ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, New Jersey. 4 edição.

CAPÍTULO 4

Estrutura espacial e ontogenética de três espécies de *Oenocarpus* sp. (Arecaceae) ao longo de um gradiente edafo-topográfico na Amazônia Central

Resumo

Na Amazônia Central as espécies do gênero *Oenocarpus* (Arecaceae) apresentam distribuição espacial diferente em escala local e em diferentes estádios ontogenéticos, indicando uma sobrevivência diferencial dos indivíduos dependendo do habitat (baixio, vertente e platô). A hipótese a ser testada é de que os fatores limitantes relacionados aos habitats sejam responsáveis pela distribuição espacial diferencial das espécies ao longo do gradiente topográfico e de seus estádios ontogenéticos. O objetivo deste estudo foi descrever a distribuição espacial dos estádios ontogenéticos dos indivíduos de três espécies do gênero *Oenocarpus* e determinar como estes indivíduos são afetados pelos fatores edáficos da região. Os estádios iniciais do desenvolvimento foram mais abundantes para as três espécies. A proporção de indivíduos em cada habitat foi diferente dependendo do espécie. A característica edáfica mais importante parece ser o teor de água do solo, principalmente para a espécie *O. bataua* a partir do estágio de juvenil. As espécies *O. bacaba* e *O. minor* não apresentaram correlação com nenhuma das variáveis edáficas. Variáveis químicas e físicas, embora difiram entre os habitats, pouco influenciaram a abundância dos indivíduos das três espécies de *Oenocarpus*. A abertura de dossel variou pouco entre os habitats e não foi correlacionada com a distribuição das espécies.

Introdução

Um dos principais processos demográficos que afetam a distribuição espacial das árvores em uma escala local é a dispersão de sementes, já que é a fase móvel do ciclo de vida de uma planta, que não somente determina a área de possível recrutamento de um determinado organismo, mas também representa um padrão determinante de outros processos, como predação de sementes e competição entre plântulas (Nathan & Muller-Landau, 2000). A dispersão exerce o papel de “ponte demográfica” entre a produção de propágulos de um adulto e o recrutamento (início de um novo ciclo) de novos indivíduos (Wang & Smith, 2002). A limitação no processo de dispersão de sementes pode afetar a demografia das espécies (Hubbell, 1979), principalmente no caso de espécies raras em que a intensidade da competição interespecífica é reduzida pela menor abundância dos indivíduos, podendo, conseqüentemente, diminuir o ritmo da dinâmica populacional (Hurt & Pacala, 1995).

Diversos fatores podem interferir desde a produção de sementes até o sucesso no recrutamento de novos indivíduos, podendo alterar o sucesso no estabelecimento dos estádios ontogenéticos subseqüentes. Neste caso, há fatores limitantes que podem agir de forma diferenciada na produção, na dispersão de sementes e no recrutamento de plântulas, juvenis e adultos (Jordano *et al.*, 2004), criando uma estrutura espacial para cada estágio ontogenético da espécie.

As plantas podem responder às condições do ambiente com estratégias diferentes em função do grau de perturbação e de estresse do ambiente (Grime, 1977). O estabelecimento das plântulas pode ser afetado pela ação dos predadores e herbívoros sobre as sementes e plântulas (Janzen, 1970), pela densidade dos indivíduos (Harms *et*

al., 2000) e pela distância das árvores parentais (Janzen, 1970; Clark & Clark 1984), embora muitas vezes não se consiga isolar os efeitos da densidade e da distância no estabelecimento das plantas (mas ver Clark & Clark, 1984). Por outro lado, eventos demográficos aleatórios que resultam em deriva ecológica (dispersão aleatória) no tempo e espaço, a partir do pressuposto de que as espécies são equivalentes em suas habilidades competitivas (Hubbell, 2001) podem ser responsáveis pela coexistência das espécies e pela manutenção da diversidade (Leibold & McPeck, 2006).

Os processos podem ocorrer em escalas distintas e afetar a estrutura das populações de formas diferentes. As populações de plantas podem ser estruturadas de acordo com a idade, estádios ontogenéticos e tamanho dos indivíduos, que criam uma hierarquia (Weiner & Solbrig, 1984). Diversos fatores abióticos podem afetar a estrutura espacial das plantas, entre eles, o gradiente topográfico e as características edáficas (Svenning, 1999, 2001b; Clark *et al.*, 1999; Kahn, 1987). Ainda que alguns táxons sejam mais abundantes em determinada cota altimétrica, algumas vezes não há uma relação óbvia entre a composição de espécies de um determinado local e sua topografia, indicando que as características topográficas não são suficientes para determinar a distribuição espacial de determinado táxon (Vormisto *et al.*, 2004). Muitas vezes a topografia não exerce influência direta nas plantas, mas quando associada com outras variáveis ambientais, como a drenagem de água, a geomorfologia das encostas, a exposição a diferentes camadas de sedimento e o perfil da floresta (Vormisto *et al.*, 2004). A topografia, como fonte de heterogeneidade ambiental, cria microhabitats que podem alterar as taxas de sobrevivência, crescimento e reprodução das plantas (Pacheco, 2003). Essa heterogeneidade ambiental, somada às diferenças morfo-fisiológicas das

espécies, promove mudanças na composição e abundância das espécies ao longo de gradientes ambientais, como, por exemplo, nos gradientes de inundação (Junk, 1989) ou gradientes edáficos e topográficos (Clark *et al.*, 1995).

As florestas de terra firme da Amazônia Central, considerando o gradiente edafo-topográfico, podem ser divididas basicamente em três habitats: baixio, vertente e platô (Chauvel *et al.* 1987). A resposta das plantas a esse gradiente pode ser observada em sua distribuição espacial (Kahn, 1987; Clark *et al.*, 1999; Ribeiro *et al.*, 1999) e nas alterações em suas taxas de recrutamento e mortalidade ao longo do tempo (Howe & Miriti, 2004).

As espécies do gênero *Oenocarpus* (Arecaceae) se distribuem amplamente pela Amazônia, mas têm distribuições distintas em escala local. Na Amazônia Central, adultos de *O. bacaba* e *O. minor* são encontrados com maior frequência nos habitats de platô e vertente, enquanto *O. bataua* ocorre exclusivamente nas áreas de baixio (Ribeiro *et al.*, 1999). Em fases iniciais do ciclo de vida, os indivíduos destas espécies se distribuem de maneira diferente. Plântulas de *O. bacaba* e *O. bataua* parecem ocorrer tanto no baixio como no platô (observ. pessoal), portanto suas sementes chegam aos diversos habitats. Entretanto, a ausência de indivíduos adultos indica que há um decréscimo progressivo no número de indivíduos em cada estágio ontogenético, caracterizando uma mortalidade diferencial dos indivíduos de *O. bacaba* e de *O. minor* nos baixios e de *O. bataua* nas vertentes e platôs. Este padrão leva à questão sobre quais fatores limitam o recrutamento de adultos ao longo do gradiente topográfico.

A hipótese a ser testada é de que os fatores limitantes relacionados aos habitats sejam responsáveis pela distribuição espacial diferencial das espécies ao longo do

gradiente topográfico e de seus estádios ontogenéticos. Dessa forma, espera-se que os indivíduos de *Oenocarpus bataua* apresentem menor correlação entre o número de indivíduos e as características relacionadas às vertentes e aos platôs a partir de um determinado estágio de vida; e que os indivíduos de *O. bacaba* e *O. minor* apresentem menor correlação entre o número de indivíduos e as características relacionadas aos baixios a partir de um determinado estágio de vida.

O objetivo geral deste estudo foi descrever a distribuição espacial dos estádios ontogenéticos dos indivíduos de três espécies do gênero *Oenocarpus* e procurar entender como estes indivíduos podem ser afetados pelos fatores abióticos em um mesmo ambiente. Mais especificamente, este estudo teve como objetivos:

- (1) Determinar como os estádios ontogenéticos das três espécies se distribuem espacialmente nos três habitats (baixios, vertentes e platôs) e como a distribuição de uma mesma espécie varia entre esses habitats.
- (2) Avaliar se as características abióticas determinam a distribuição das três espécies de *Oenocarpus*. As características abióticas foram escolhidas dentre as que mostraram associação com os dois primeiros eixos da ordenação por PCA, teor de água do solo e abertura de dossel (Capítulo 1).
- (3) Determinar a partir de que estágio ontogenético a distribuição espacial dos indivíduos de cada espécie sofre alteração.

Material e métodos

O trabalho de campo foi realizado entre outubro de 2008 a janeiro de 2010, na Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE), que recebe o nome e é administrada pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF/INPA), a cerca de 80 km ao Norte de Manaus-AM (2°25'S, 59°50'O).

O levantamento dos indivíduos das três espécies de palmeira foi feito em 72 parcelas de 50 x 5 m, sistematicamente distribuídas em três reservas da ARIE do PDBFF. As características da área e das parcelas estão descritas no capítulo 1. A coleta de solo e as fotografias hemisféricas foram realizadas nas 72 parcelas de 50 x 5 m, cujo detalhamento do método está descrito no capítulo 1. As características do solo foram resumidas pelo primeiro e segundo eixo através da Análise de Componentes Principais (PCA) (Capítulo 1). O teor de água foi analisado separadamente. A abertura de dossel foi diferente somente entre os habitats de baixio e platô (Capítulo 1) e, portanto, não foi incluída nas análises de correlação com a abundância das espécies. Com a determinação das características morfológicas de todos os indivíduos e sua classificação em estádios ontogenéticos (Capítulo 2) foi possível definir a estrutura das populações, com os valores de abundância dos indivíduos em cada estágio ontogenético.

Análises dos dados

Foram realizados testes Kolmogorov-Smirnov para avaliar a diferença no número de indivíduos em cada estágio ontogenético entre cada par de habitat para cada uma das três espécies. Neste caso, foi feita a correção de Bonferroni para determinar o nível de significância de cada teste, segundo a fórmula: $\beta = \alpha/n$; em que β = nível de significância

de Bonferroni; α = nível de significância de 0,05; n = número de repetições de cada teste. As análises de padrão espacial foram feitas através de testes de Mantel, que avalia a correlação entre matrizes de distância através do método de permutação. Foram feitos testes de Mantel total, em que são analisadas duas matrizes de distância euclidiana com variáveis biológicas; e o teste de Mantel parcial, em que a correlação é testada com a fixação de uma terceira matriz, de distância geográfica, que retira o efeito da distância entre as amostras na correlação entre as variáveis. Foram utilizados os programas Systat 11 (Wilkinson, 2004) e Passage 2 (Rosenberg, 2001).

Resultados

Foram registrados 8793 indivíduos do gênero *Oenocarpus*. Para *O. bacaba* foram registrados 3537 indivíduos, sendo 64 nos baixios, 1485 nas vertentes e 1988 nos platôs. Para *O. bataua*, foram registrados 4902 indivíduos, sendo 3411 nos baixios, 839 nas vertentes e 652 nos platôs. Para *O. minor*, foram registrados 354 indivíduos, sendo 3 nos baixios, 134 nas vertentes e 217 nos platôs.

Estrutura ontogenética das populações

Com base na classificação dos estádios ontogenéticos realizadas no capítulo 2, observamos que a proporção e o número de indivíduos nos estádios ontogenéticos das três espécies de *Oenocarpus* foi diferente. *O. bacaba* e *O. minor* apresentaram maior proporção de indivíduos nos estádios de infante, seguido de plântula, juvenil, adulto imaturo e adulto reprodutivo; enquanto que *O. bataua* apresentou maior número de indivíduos no estágio de plântula, seguido de juvenil, infante, adulto imaturo e adulto

reprodutivo. O número de adultos imaturos e reprodutivos foi baixo para as três espécies (Figura 1).

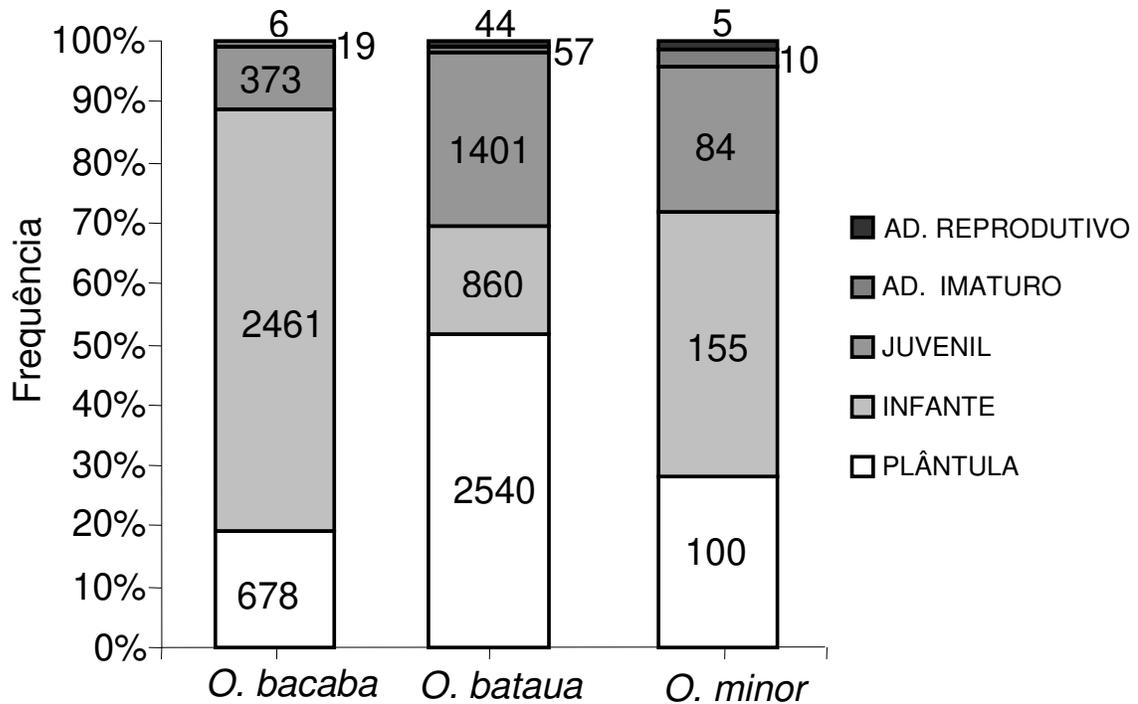


Figura 1. Frequência e número de indivíduos de cada estágio ontogenético para as três espécies *O. bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* nas reservas Gavião, Km 41 e Cabo Frio (PDBFF) na Amazônia Central.

Para as três espécies, o maior decréscimo no número de indivíduos ocorre na transição de juvenil para adulto imaturo, sendo 100%, 97% e 93% de perda para *O. bacaba* nos baixios, vertentes e platôs, respectivamente; 94% e 100% de perda para *O. bataua* nos baixios e nas vertentes e platôs, respectivamente; e 88% de perda para *O. minor* nas vertentes e platôs, sendo que nos baixos há uma perda de 100% dos indivíduos desta espécie na transição de infante para juvenil. Em seguida, para *O. bacaba* e *O. minor*, o maior decréscimo no número de indivíduos, ocorre na transição de infante para juvenil. Para *O. bacaba*, há 93%, 83% e 86% de perda nos habitats de baixo, vertente e

platô, respectivamente. Para *O. minor*, há 100%, 42% e 48% de perda nos habitats de baixo, vertente e platô, respectivamente. Para *O. bataua*, o maior decréscimo no número de indivíduos ocorre na transição de plântula para infante, sendo 69%, 57% e 64% de perda nos habitats de baixo, vertente e platô, respectivamente.

Estrutura espacial das populações

A estrutura espacial das três espécies de *Oenocarpus* diferiu entre os habitats de baixo vs. vertentes e platôs (Tabela 1). A grande maioria dos indivíduos de *O. bacaba* e de *O. minor* estão localizados nas vertentes e platôs, sendo que só foram encontrados nos baixios indivíduos até o estágio de juvenil para *O. bacaba* e plântula para *O. minor*. A espécie *O. minor* apresentou menor abundância em relação às demais espécies. Para *O. bataua* o padrão é inverso, com a grande maioria dos indivíduos localizados nos baixios e apenas indivíduos até o estágio de juvenil encontrados nas vertentes e platôs (Figura 2).

Tabela 1. Valores de Dmax (diferença máxima) e probabilidade (com correção de Bonferroni) após teste de Kolmogorov-Smirnov para testar a diferença no número de indivíduos em cada estágio ontogenético (plântula, infante, juvenil, adulto imaturo e adulto reprodutivo) entre cada par de habitat (baixio, vertente e platô) para cada uma das três espécies. Valores de p em negrito são significativos.

	Baixio		Vertente		Platô	
	Dmax	p	Dmax	p	Dmax	p
<i>O. bacaba</i>						
Baixio	0,000	1,000
Vertente	0,833	<0,001	0,000	1,000	.	.
Platô	0,875	<0,001	0,375	0,050	0,000	1,000
<i>O. bataua</i>						
Baixio	0,000	1,000
Vertente	0,750	<0,001	0,000	1,000	.	.
Platô	1,000	<0,001	0,292	0,213	0,000	1,000
<i>O. minor</i>						
Baixio	0,000	1,000
Vertente	0,667	<0,001	0,000	1,000	.	.
Platô	1,000	<0,001	0,213	0,213	0,000	1,000

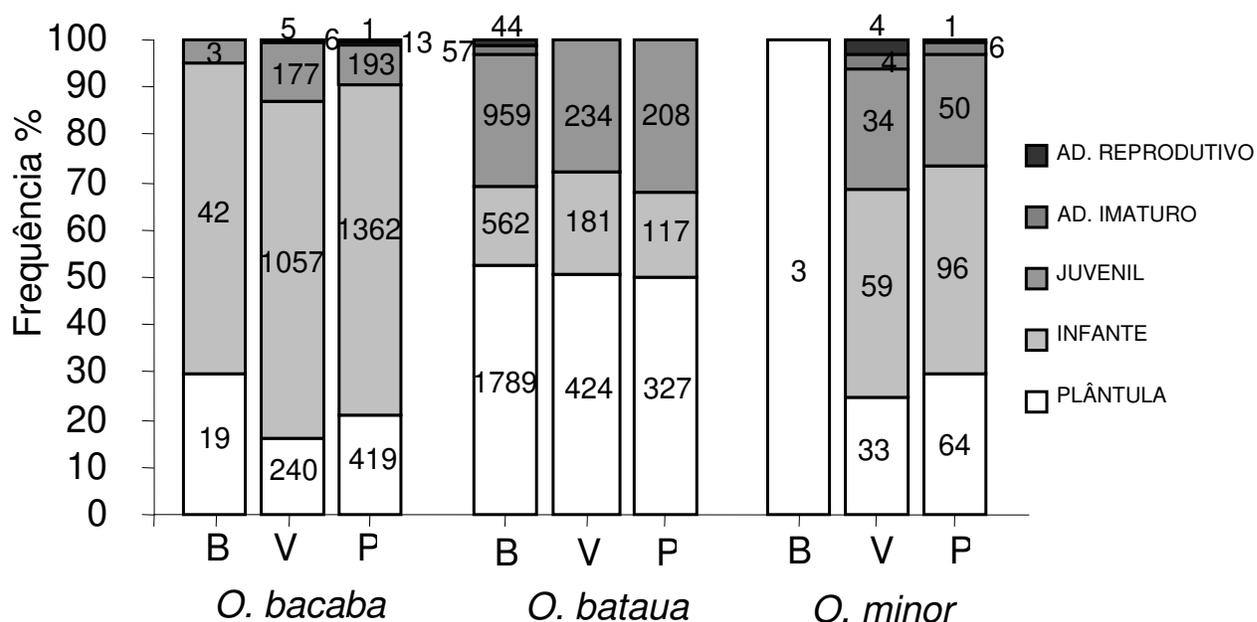


Figura 2. Frequência e número de indivíduos de *O. bacaba*, *O. bataua* e *O. minor* nas reservas Gavião, Km 41 e Cabo Frio (PDBFF) na Amazônia Central, ao longo do gradiente topográfico (B-baixio, V-vertente e P-platô) em cada um dos estádios ontogenéticos: plântula, infante, juvenil, adulto imaturo e adulto reprodutivo.

Ao avaliar os estádios ontogenéticos que se sobrepõe no espaço, observamos que para a espécie *O. bacaba*, um maior número de infantes está associado a um maior número de juvenis (Tabela 2 – anexo 1). Para a espécie *O. bataua*, a associação entre os estádios ocorre entre plântulas vs. infantes; plântulas vs. juvenis; plântulas vs. adultos imaturos; infantes vs. juvenis; infantes vs. adultos imaturos; e entre juvenis vs. adultos imaturos e juvenis vs. adultos reprodutivos (Tabela 2 – anexo 1). Para a espécie *O. minor*, há associação entre o número de indivíduos de plântulas vs. infantes (Tabela 2 – anexo 1).

Relação da distribuição das plantas com variáveis abióticas

As variáveis de solo não foram correlacionadas com o número de indivíduos das três espécies de *Oenocarpus* nos habitats baixio, vertente e platô (Tabela 3 – anexo 1). Para a espécie *O. bacaba*, não houve nenhuma correlação significativa do número de indivíduos com nenhuma das variáveis ambientais. Para a espécie *O. bataua*, somente o teor de água do solo foi correlacionado com o número de indivíduos a partir do estágio de juvenil até adulto reprodutivo, tanto com e sem o controle da distância geográfica entre as amostras (matriz de coordenadas) (Tabela 3 – anexo 1). Para a espécie *O. minor*, somente o número de indivíduos no estágio juvenil foi correlacionado com o teor de água do solo, mas ao analisar o efeito da autocorrelação espacial desta variável, a correlação passa a não mais existir (Tabela 3 – Anexo 1).

Discussão

A proporção elevada de plântulas e infantes das três espécies de *Oenocarpus* em relação aos outros estádios ontogenéticos pode indicar grande produção de sementes (Peres, 1994; Lepsh-Cunha, 2003) e grande mortalidade na transição para os estádios seguintes. A análise da estrutura de estádios ontogenéticos de uma população realizada com uma única observação está sujeita a erros, pois as taxas de recrutamento e mortalidade podem não ser constantes ao longo do tempo (Hutchings, 1997) e a estrutura populacional e a distribuição de tamanhos dos indivíduos não indicam, necessariamente, a dinâmica de regeneração da espécie (Condit *et al.*, 1998). Estudos e observações em campo sobre a fenologia das espécies de *Oenocarpus* indicam que os ciclos reprodutivos são supra-anuais e que muitas palmeiras da Amazônia não apresentam reprodução

constante ao longo dos anos (Henderson, 1995) e, dessa forma, o número de plântulas recrutadas pode mudar de um ano para o outro.

O número de plântulas em determinado local é dependente do número de indivíduos adultos reprodutivos ao redor, pois cerca de 62% da deposição de sementes ocorre a até 15 m de distância dos indivíduos parentais (Godoy & Jordano, 2001), o que indica que o local de estabelecimento e o número de plântulas é dependente do local em que se encontram os indivíduos adultos. Dessa forma, o menor número de plântulas de *O. bataua* nas vertentes e platôs pode ser causado pela maior distância dos indivíduos adultos, restritos aos baixios. Dessa forma, o menor número de indivíduos nos estádios mais tardios de desenvolvimento desta espécie nas vertentes e platôs seria esperado. Entretanto, a ausência de indivíduos adultos nesses habitats indica que somente o menor número de plântulas não explica a ausência dos adultos nas vertentes e platôs.

A espécie *O. minor* apresenta poucos indivíduos em todos os estádios. O baixo número de plântulas, inclusive nos baixios (3 plântulas) também foi baixo, o que pode ser um efeito do menor número de indivíduos. Entretanto, a espécie apresenta uma proporção de adultos em relação às plântulas maior do que as espécies *O. bataua* e *O. bacaba*, o que indica um maior sucesso no estabelecimento de indivíduos adultos. Entretanto, essa espécie apresenta reprodução vegetativa e porte menor, não alcançando o dossel da floresta. A maior diversidade de palmeiras está no sub-bosque, o que indica que a maior competição entre as espécies ocorre neste estrato, principalmente com as espécies dos gêneros *Bactris* (como *B. gynacanthum*) e *Geonoma* (como *G. maxima* var. *maxima*) e outras espécies transitórias que ainda alcançarão o dossel. E a reprodução vegetativa pode ser favorável, por causar uma redução no risco de mortalidade (Cook, 1979), favorecer a

exploração de recursos no estrato vertical da floresta e representar uma fonte duradoura de sementes (De Steven, 1989).

A transição de infante para juvenil em *O. bacaba* e *O. minor*, em que ocorre a maior perda de indivíduos no habitat de baixio, parece ser determinante para o estabelecimento do padrão espacial observado para os adultos dessas espécies na área. Para *O. bataua* a maior porcentagem de perda de indivíduos ocorreu no baixio (69%) e pode estar associado à mortalidade em função da maior densidade de plântulas nesses habitats (Harms *et al.*, 2000). A partir do estágio de juvenil, nos habitats de vertente e platô, não foi registrado nenhum indivíduo de *O. bataua*. Os levantamentos fitodemográficos realizados na ARIE-PDBFF desde 1979 nunca registraram um indivíduo adulto de *O. bataua* nas áreas de platô e vertente (PDBFF, dados não publicados).

A ausência de correlação entre o número de indivíduos de *O. bacaba* e *O. minor* e o PCA1, PCA2 e teor de água do solo, indica que as espécies não se distribuem de acordo com as características edáficas. Outros estudos relataram a associação de espécies de palmeira com topografia e características de solo (Svenning, 2001a), inclusive na Amazônia (Costa *et al.*, 2008; Souza, 2007; ver revisão em Svenning, 2001b) e nas áreas de estudo do PDBFF (Garcia, 2000). Neste caso, ainda que o número de indivíduos não esteja associado com as características edáficas, é clara a separação espacial das espécies nos baixios em comparação com as vertentes e platôs, que se diferenciam em função, basicamente, do teor de água do solo, areia, argila e pH (Capítulo 2). Para estas espécies cujos adultos ocorrem nas vertentes e platôs, o estabelecimento de plântulas, infantes e eventualmente juvenis nos baixios ocorre em menor frequência, indicando que essas

espécies possam ser menos tolerantes ao encharcamento do solo (Capítulo 3), ainda mais porque as sementes tendem a rolar das partes mais altas do terreno pelas vertentes, o que indica que a dispersão não parece ser um fator limitante para o recrutamento de plântulas nos baixios. Mesmo assim, a limitação no estabelecimento destas espécies nas áreas de baixo, ocorre desde a fase de plântula.

O maior número de plântulas em relação aos adultos nas parcelas pode favorecer a mortalidade dos indivíduos mais novos em função da elevada densidade. A ocorrência dos indivíduos mais jovens de *O. bataua* nas vertentes e platôs e a concentração dos indivíduos adultos nos baixios indica que a distribuição dos adultos é mais agregada no espaço em relação às plântulas e infantes, o que pode estar associado à uma mortalidade causada por fatores abióticos (Hutchings, 1997) que, nesse caso, parece ser o teor de água no ambiente. Entretanto, a medida de teor de água obtida não deve ser extrapolada para as outras épocas do ano (Capítulo 1).

Mesmo que a germinação não garanta o sucesso no estabelecimento das plantas, o elevado número de sementes de *O. bataua* que germinaram nos experimentos em viveiro (Capítulo 3) pode indicar uma maior probabilidade de sobrevivência e estabelecimento das plântulas dessa espécie. O estabelecimento de plântulas e juvenis de *O. bataua* pode ocorrer pelo grande tamanho da semente e maior quantidade de reservas do endosperma, que favorece o estabelecimento e aumenta o vigor da plântula (Howe, 1990). O rápido crescimento inicial em comparação com as outras espécies de *Oenocarpus* (Capítulo 3) pode ser uma adaptação ao ambiente encharcado dos baixios, para favorecer o escape da submersão da planta (Parolin *et al.*, 2004). O fato dos adultos reprodutivos de *O. bataua* estarem restritos às áreas de baixios, indica que a dispersão de sementes ocorre, pois as

sementes são carregadas para locais distantes de onde são produzidas. Mesmo que grandes enchentes nos igarapés carreguem sementes para alguns pontos das vertentes, esse fato não explica a ocorrência de indivíduos de *O. bataua* nos platôs. Além disso, sementes que boiam e eventualmente germinam nas vertentes, podem não ser mais viáveis, como, por exemplo, as da palmeira *Astrocaryum jauari* (Piedade *et al.*, 2006). Os principais dispersores das espécies de *Oenocarpus* são mamíferos de grande e médio porte, como anta (*Tapirus terrestris*), veados (*Mazama americana* e *M. gouazoubira*), macaco-prego (*Cebus apella*); e aves, como jacu (*Penelope* sp.), araçaris (*Pteroglossus* sp., *Selenidera* sp.), tucanos (*Ramphastos* sp.) e araras (*Ara* sp.) (Gomes-Silva *et al.*, 2004).

Nas áreas de baixio *O. bataua* torna-se dominante, juntamente com *Mauritia flexuosa* (Arecaceae). Esta dominância nos baixios ocorre tanto para os indivíduos adultos como plântulas, infantis e juvenis. É provável que outras espécies de plantas não possuam as mesmas características morfo-fisiológicas das duas espécies de palmeira para suportar o encharcamento ou que a presença de *O. bataua* e/ou *M. flexuosa* impede o estabelecimento de outras espécies pela queda de folhas e bainhas, que causam a morte das plântulas ao redor da árvore (Svenning, 2001b). A espécie *M. flexuosa* além disso, parece causar maior dano mecânico à outras plantas, pois suas folhas e bainhas são maiores e mais pesadas que de *O. bataua*. A estrutura dos baixios dominados por *M. flexuosa*, portanto, é diferente. São áreas com dossel mais aberto e com menor densidade de plantas.

A espécie *O. bataua* apresentou correlação positiva com o teor de água do solo a partir do estágio de juvenil, que coincide com o estágio em que a planta deixa de ser

encontrada nos habitats de vertentes e platôs, onde o teor de água do solo é menor (ver Capítulo 1). Nesse caso, parece que *O. bataua* tem sua distribuição espacial definida a partir do estágio de juvenil quando, provavelmente, as plantas requerem maior quantidade de água no solo do que o ambiente proporciona naturalmente. Dessa forma, a limitação de água pode passar a ser responsável pelo filtro demográfico nos habitats de vertente e platô para *O. bataua* a partir do estágio de juvenil, pois apesar de serem os mesmos fatores agindo em cada habitat, as necessidades da espécie tendem a mudar com a ontogenia (Stohlgren *et al.*, 1998). Entretanto, pode haver uma limitação no estabelecimento da espécie *O. bataua* por efeito de competição com outras espécies das vertentes e platôs.

Apesar da luz ser descrita como um importante fator que gera heterogeneidade ambiental (Svenning, 2001b), a abertura de dossel não foi incluída na análise pela pouca variação encontrada entre os habitats (ver Capítulo 1). A segregação espacial das espécies de *Oenocarpus* ao longo do gradiente topográfico da Amazônia Central concorda com a idéia de que espécies de palmeiras aparentadas ou com crescimento similar apresentam uma partição de nichos em escala local (Svenning, 1999) e esta associação geralmente não ocorre desde os estágios iniciais de desenvolvimento (Comita *et al.*, 2007).

A espécie *O. bataua*, em escala local, apresenta distribuição espacial diferente na floresta Amazônica do Equador (Svenning 1999), pois ocorre nas áreas altas da floresta, distante dos igarapés. Entretanto, não fica claro se essas áreas apresentam depressões em que se acumula água e se os indivíduos de *O. bataua* se restringem a locais mais encharcados. Outra causa dessa diferença na distribuição espacial da espécie poderia ser explicada pela maior pluviosidade na Amazônia Ocidental em relação à Amazônia

Central (Figuerola & Nobre, 1990), que pode representar o ambiente ideal para a espécie. Outra possibilidade é a interação com outras espécies, pois na Amazônia Central pode haver exclusão de *O. bataua* nos habitats de vertente e platô por competição com outras espécies a partir do estágio de juvenil, restringindo os indivíduos adultos desta espécie aos habitats de baixio.

Referências bibliográficas

- CHAUVEL, A. LUCAS, Y. & BOULET, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brasil. **Experientia**, 43: 234-240.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **American Naturalist**, 124: 769-788.
- CLARK, D. A., CLARK, D. B., SANDOVAL, R. M. & CASTRO, M. V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distribution of tropical rain forest palms. **Ecology**, 76: 2581-2594.
- CLARK, D.B., PALMER, M.W. & CLARK, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. **Ecology**, 80: 2662-2675.
- COMITA, L.S.; CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007. Development changes in habitat associations of tropical trees. **Journal of Ecology**, 95: 482-492.
- CONDIT, R.; SUKUMAR, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1998. Predicting Population trends from Size Distributions: A Direct Tests in a Tropical Tree Community. **The American Naturalist**, 152: 495-509.
- COOK, R.E. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. **American Naturalist**, 113: 769-772.

- COSTA, F.R.C.; JEAN-LOUIS, G.; LIMA, A.P. & PEREIRA, O.S. 2008. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. **Journal of Vegetation Science**, 20: 1-10.
- DE STEVEN, D. 1989. Genet and Ramet Demography of *Oenocarpus mapora* SSP. Mapora, a Clonal Palm of Panamanian Tropical Moist Forest. **The Journal of Ecology**, 77: 579-596.
- FIGUEROA, S.N. & NOBRE, C.A. 1990. Precipitation distribution over central and western tropical South America. **Climanálise**, 5: 36-45.
- GARCIA, J. P. M. 2000. **A geomorfologia como instrumento de identificação de unidades físico-naturais em florestas úmidas**. Tese de doutorado, São Paulo: Universidade de São Paulo.
- GODOY, J.A. & JORDANO, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. **Molecular Ecology**, 10: 2275-2283.
- GOMES-SILVA, D. A. P., WADT, L. H. O., EHRINGHAUS, C. 2004. Ecologia e manejo do patauá (*Oenocarpus bataua* Mart.) para produção de frutos e óleo. Rio Branco – AC: EMBRAPA ACRE, 37p.
- GRIME, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, 111: 1169-1194.
- HARMS, K.E.; WRIGHT, J.; CALDERÓN, O.; HERNÁNDEZ, A. & HERRE, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, 404: 493-495.

- HENDERSON, A. 1995. **Palms of the Amazon**. Oxford University Press, New York. 362p.
- HOWE, H. 1990. Survival and Growth of Juvenile *Virola surinamensis* in Panama: Effects of Herbivory and Canopy Closure. **Journal of Tropical Ecology**, 6:259-280.
- HOWE, H.F. & MIRITI, M.N. 2004. When seed dispersal matters. **Bioscience**, 54: 651-660.
- HURT, G.C. & PACALA, S.W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. **Journal of Theoretical Biology**: 176, pp 1-12.
- HUTCHINGS, M.J. 1997. The structure of plant populations. *In*: CRAWLEY, M. **Plant Ecology**. 2ed., Blackwell Science.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. **The American Naturalist**, 104: 501-528.
- JORDANO, P. 2004. Procesos de limitación demográfica. En: Valladares, F. **Ecología del Bosque Mediterráneo en um Mundo Cambiante**. P. 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- JUNK, W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonia. In **Tropical Forest Botanical Dynamics. Speciation and Diversity** (L.B. Holm-Nielsen *et al.*, eds), p. 47–64, London: Academic Press.
- KAHN, F. 1987. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. **Experientia**, 43: 251-259.

- LEIBOLD, M.A. & MCPEEK, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology**, 87: 1399-1410.
- LEPSH-CUNHA, N. 2003. Efeito da fragmentação do habitat e do desmatamento no sucesso reprodutivo de uma palmeira amazônica: *Oenocarpus bacaba* Martius. **Tese de doutorado**. Manaus: INPA/UFAM.
- MITCHELL, S.C. 2005. How useful is the concept of habitat? – a critique. **Oikos**, 110: 634-638.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution**, 15: 278-284.
- PACHECO, M.A.W. 2003. Effects of flooding and herbivores on variation in recruitment of palms between habitats. **Journal of Ecology**, 89: 358-366.
- PAROLIN, P.; SIMONE, O.D.; HAASE, K.; WALDHOFF, D.; ROTTENBERGER, S.; KUHN, U.; KESSELMEIER, J.; KLEISS, B. & SCHMIDT, W.J. 2004. Central Amazonian Floodplain Forest: Tree adaptation in a pulsing system. **The Botanical Review**, 70: 357-380.
- PERES, C.A. 1994. Composition, Density and Fruiting Phenology of Arborescent Palms in an Amazonian Terra Fire Forest. **Biotropica**, 26: 285-294.
- PIEDEDE, M.T.F.; PAROLIN, P. & JUNK, W.J. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. **Journal of Tropical Biology**, 54: 1171-1178.
- 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. **Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central.** *Manaus: INPA.* 816p. 1999.
- ROSENBERG, M.S. 2001. **Passage: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegenis.** Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, USA.
- SOUZA, T.E.L. 2007. Distribuição de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais no baixo interflúvio Purus-Madeira, Brasil. **Dissertação de Mestrado.** Manaus: INPA/UFAM, 33p.
- STOHLGREN, T. J., BACHAND, R. R., ONAMI, Y. & BINKLEY, D. 1998. Species-environment relationships and vegetation patterns: effects of spatial scale and tree life-stage. **Plant Ecology**, 135: 215-228.
- SVENNING, J.C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. **Journal of Ecology** 87: 55-65.
- SVENNING, J.C. 2001a. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). **Journal of Tropical Ecology**, 17: 97-113.
- SVENNING, J.C. 2001b. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). **The Botanical Review**, 67: 1-53.

- VORMISTO, J., TUOMISTO, H. & OKSANEN, J. 2004. Palm distribution pattern in Amazonian rainforest: What is the role of topographic variation? **Journal of Vegetation Science**, 15: 485-494.
- WANG, B.C. & SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. **Trends in Ecology and Evolution** 17: 379-385.
- WEINER, J & SOLBRIG, O. T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. **Oecologia** 61:334-336.
- WHITE, J. & HARPER, J.L. 1970. Correlated Changes in Plant Size and Number in Plant Populations. **Journal of Ecology**, 58: 467-485.
- WILKINSON, L. 2004. **Systat: The System for Statistics**. Evanston, IL, Systat Inc.

Anexo 1

Tabela 2. Teste de Mantel avaliando a correlação entre matrizes de distância do número de indivíduos em cada estágio ontogenético de cada espécie. Valores em negrito são significativos.

	MATRIZ 1	MATRIZ 2	CORRELAÇÃO	p
<i>O. bacaba</i>	Plântula	Infante	0.318	0.011
	Plântula	Juvenil	0.083	0.141
	Plântula	Ad.imaturo	-0.032	0.727
	Plântula	Ad reprodutivo	0.009	0.936
	Infante	juvenil	0.341	0.001
	Infante	Ad.imaturo	0.053	0.469
	Infante	Ad reprodutivo	0.163	0.035
	Juvenil	Ad.imaturo	-0.008	0.899
	Juvenil	Ad reprodutivo	-0.011	0.912
	Ad. Imaturo	Ad reprodutivo	0.143	0.094
<i>O. bataua</i>	Plântula	Infante	0.802	0.001
	Plântula	Juvenil	0.667	0.001
	Plântula	Ad.imaturo	0.463	0.001
	Plântula	Ad reprodutivo	0.351	0.002
	Infante	juvenil	0.697	0.001
	Infante	Ad.imaturo	0.400	0.001
	Infante	Ad reprodutivo	0.248	0.016
	Juvenil	Ad.imaturo	0.638	0.001
	Juvenil	Ad reprodutivo	0.537	0.001
	Ad. Imaturo	Ad reprodutivo	0.659	0.001
<i>O. minor</i>	Plântula	Infante	0.390	0.001
	Plântula	Juvenil	0.133	0.100
	Plântula	Ad.imaturo	0.141	0.090
	Plântula	Ad reprodutivo	0.386	0.002
	Infante	juvenil	0.131	0.118
	Infante	Ad.imaturo	0.116	0.107
	Infante	Ad reprodutivo	0.302	0.011
	Juvenil	Ad.imaturo	0.269	0.030
	Juvenil	Ad reprodutivo	0.104	0.169
	Ad. Imaturo	Ad reprodutivo	0.023	1.000

Tabela 3. Testes de Mantel totais e parciais para avaliar a correlação entre o número de indivíduos de cada estágio ontogenético das três espécies de *Oenocarpus* e as variáveis ambientais de solo reduzidas aos dois componentes principais (PCA1 e PCA2, ver capítulo 2 para mais detalhes) e teor de água do solo. Valores de p em negrito são significativos após correção de Bonferroni.

MATRIZ 1		MATRIZ 2	MATRIZ 3	CORRELAÇÃO	p
<i>O. bacaba</i>	Plântulas	PCA 1		0.041	0.503
		PCA 1	Coordenadas	0.025	0.688
		PCA 2		0.040	0.565
		PCA 2	Coordenadas	0.032	0.653
		Teor de água		-0.026	0.761
	Infante	Teor de água	Coordenadas	-0.036	0.626
		PCA 1		0.016	0.734
		PCA 1	Coordenadas	0.012	0.804
		PCA 2		0.130	0.074
		PCA 2	Coordenadas	0.128	0.069
		Teor de água		0.045	0.459
		Teor de água	Coordenadas	0.043	0.484
	Juvenil	PCA 1		-0.016	0.779
		PCA 1	Coordenadas	-0.006	0.915
		PCA 2		0.083	0.209
		PCA 2	Coordenadas	0.089	0.155
		Teor de água		0.075	0.239
		Teor de água	Coordenadas	0.083	0.197
		Ad. Imaturo	PCA 1		0.146
	PCA 1		Coordenadas	0.146	0.017
	PCA 2			-0.075	0.308
	PCA 2		Coordenadas	-0.076	0.308
	Teor de água			-0.094	0.218
	Teor de água		Coordenadas	-0.096	0.189
Ad. Reprodutivo	PCA 1			-0.043	0.524
	PCA 1	Coordenadas	-0.049	0.501	
	PCA 2		-0.015	0.893	
	PCA 2	Coordenadas	-0.018	0.881	
	Teor de água		-0.077	0.375	
	Teor de água	Coordenadas	-0.081	0.336	
	<i>O. bataua</i>	Plântulas	PCA 1		0.085
PCA 1			Coordenadas	0.095	0.103
PCA 2				-0.068	0.398

		PCA 2	Coordenadas	-0.063	0.398
		Teor de água		0.146	0.058
		Teor de água	Coordenadas	0.152	0.049
	Infante	PCA 1		0.098	0.063
		PCA 1	Coordenadas	0.104	0.067
		PCA 2		-0.045	0.564
		PCA 2	Coordenadas	-0.043	0.590
		Teor de água		0.125	0.081
		Teor de água	Coordenadas	0.129	0.096
	Juvenil	PCA 1		0.092	0.046
		PCA 1	Coordenadas	0.095	0.032
		PCA 2		-0.076	0.256
		PCA 2	Coordenadas	-0.075	0.263
		Teor de água		0.320	0.001
		Teor de água	Coordenadas	0.323	0.001
	Ad. Imaturo	PCA 1		0.043	0.477
		PCA 1	Coordenadas	0.050	0.391
		PCA 2		-0.100	0.199
		PCA 2	Coordenadas	-0.097	0.195
		Teor de água		0.493	0.001
		Teor de água	Coordenadas	0.500	0.001
	Ad. Reprodutivo	PCA 1		-0.029	0.602
		PCA 1	Coordenadas	-0.025	0.650
		PCA 2		-0.083	0.283
		PCA 2	Coordenadas	-0.081	0.320
		Teor de água		0.418	0.001
		Teor de água	Coordenadas	0.423	0.001
<i>O. minor</i>	Plântulas	PCA 1		0.059	0.312
		PCA 1	Coordenadas	0.061	0.304
		PCA 2		-0.006	0.957
		PCA 2	Coordenadas	-0.006	0.965
		Teor de água		-0.048	0.578
		Teor de água	Coordenadas	-0.048	0.588
	Infante	PCA 1		-0.052	0.379
		PCA 1	Coordenadas	-0.047	0.418
		PCA 2		0.006	0.953
		PCA 2	Coordenadas	0.009	0.934
		Teor de água		-0.037	0.640
		Teor de água	Coordenadas	-0.034	0.682
	Juvenil	PCA 1		-0.074	0.205
		PCA 1	Coordenadas	-0.085	0.165
		PCA 2		0.468	0.001
		PCA 2	Coordenadas	0.465	0.002
		Teor de água		0.021	0.808
		Teor de água	Coordenadas	0.014	0.876
	Ad. Imaturo	PCA 1		-0.055	0.430

	PCA 1	Coordenadas	-0.066	0.323
	PCA 2		-0.042	0.665
	PCA 2	Coordenadas	-0.048	0.541
	Teor de água		-0.041	0.648
	Teor de água	Coordenadas	-0.048	0.589
Ad. Reprodutivo	PCA 1		-0.046	0.469
	PCA 1	Coordenadas	-0.045	0.527
	PCA 2		-0.015	0.905
	PCA 2	Coordenadas	-0.014	0.922
	Teor de água		-0.081	0.371
	Teor de água	Coordenadas	-0.080	0.337

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As palmeiras são os componentes mais característicos das florestas tropicais (Uhl & Dransfield, 1987) e da paisagem amazônica (Kahn & De Granville, 1992) e são consideradas as sentinelas para a conservação das florestas (Goulding & Smith, 2007). Dominam habitats com solos inundados e bem drenados (Kahn & De Granville, 1992) e podem ser extremamente abundantes no sub-bosque das florestas (Kahn & De Granville, 1992). São importantes pela abundância nos diversos tipos florestais amazônicos (Henderson *et al.*, 1995) e também pelos diversos usos que as populações humanas fazem das espécies (Kahn *et al.*, 1988). Representam um grupo com características morfológicas bem evidentes e que permitem fácil distinção do grupo, embora a identificação em nível de espécie deva ser feita com mais cautela, principalmente para os gêneros com grande número de espécies, como *Bactris* e *Geonoma*.

Para as três espécies de *Oenocarpus* da Amazônia Central as características morfológicas são relativamente constantes entre os diferentes habitats (baixios, vertentes e platôs), mesmo com algumas características edáficas entre os habitats serem diferentes, principalmente textura e teor de água. Entretanto, as diferenças no ambiente físico da Amazônia Central podem ser importantes em escala local para a distribuição espacial de palmeiras. Embora somente alguns estádios ontogenéticos das três espécies tenham respondido às características edáficas (principalmente teor de água do solo), a segregação espacial entre os habitats é evidente. A relação entre cada espécie e o ambiente varia com o desenvolvimento, principalmente para *O. bataua*, que a partir do estágio de juvenil passa a apresentar uma correlação positiva entre o número de indivíduos e o teor de água

do solo. Os gargalos no recrutamento das três espécies começam a partir da fase de plântula, com um menor número destes indivíduos nos habitats em que não se encontram os indivíduos adultos. Parte das sementes produzidas, portanto, nunca chegarão à idade reprodutiva, o que pode representar um investimento perdido para as espécies, principalmente para *O. bataua*.

As espécies *O. minor* e *O. bacaba* até o estágio de infante apresentam tamanhos muito semelhantes. A partir daí, se diferenciam e passam a não mais compartilhar o mesmo estrato da floresta, pois os adultos de *O. minor* são palmeiras de sub-dossel. *O. bacaba* e *O. bataua*, que são palmeiras de dossel, poderiam passar a competir por luz, já que ocupam o mesmo estrato. Entretanto, essas duas espécies se diferenciam espacialmente entre os habitats de baixio e as vertentes e platôs, o que pode ser um exemplo de segregação de nicho em escala local e diminuição da competição entre as espécies.

Muitos estudos florísticos consideram como critério de inclusão os indivíduos com DAP (diâmetro na altura do peito) maior ou igual a 10 cm, e no caso dos estudos fitossociológicos realizados nas áreas do PDBFF, foram selecionadas áreas de platô e vertentes, excluindo os baixios. Dessa forma, as espécies *O. bataua* e *O. minor* não estão presentes nos levantamentos (Rankin-de-Merona, 1992), pois indivíduos com mais de 10 cm de DAP de *O. bataua* não ocorrem nas vertentes e platôs, e a espécie *O. minor* não alcança 10 cm de DAP. Por isso e pelo fato de que a resposta das espécies a estes fatores muda conforme o estágio ontogenético em que se encontram, devem ser consideradas todas as fases de desenvolvimento para que haja um entendimento maior dos fatores que estruturam e mantêm populações viáveis ao longo do tempo em florestas tropicais.

Referências bibliográficas

- GOULDING, M. & SMITH, N. 2007. **Palmeiras: sentinelas para conservação da Amazônia**. Lima: Amazon Conservation Association.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. 1995. **Field Guide to the palms of the Americas**. Princeton University Press, New Jersey.
- KAHN, F. MEJIA, K. & CASTRO, A. 1988. Species Richness and Density of Palms in Terra Firme Forest of Amazonia. **Biotropica**, 20: 266-269.
- KAHN, F. & DE GRANVILLE, J. J. 1992. Palm in forest ecosystems of Amazonia. Springer-Verlag, Berlin.
- PIGNATARI, D.D. 2005. Variação na Comunidade Herbácea em Áreas Ripárias da Amazônia Central. **Dissertação de Mestrado**, INPA/UFAM. 68p.
- RANKIN-DE-MERONA, J.M., PRANCE, G.T., HUTCHINS, R.W., SILVA, M.F., RODRIGUES, W.A. & UEHLING, M.E. 1992. Preliminary results of a large-scale tree inventor of upland rain forest in the Central Amazon. **Acta Amazonica**, 22: 493-534.
- TOMLINSON, P. B. & JEFFREY, E. C. 1990. **The structural biology of palms**. Clarendon Press. Oxford.
- UHL, N.W., & DRANSFIELD, J. 1987. **Genera Palmarum: A Classification of Palms Based on the Work of Harold E. Moore, Jr.** Allen Press, Lawrence, Kansas.