



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA – PPGDB

**COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE DE PALMEIRAS (ARECACEAE) E
REMOÇÃO DE FRUTOS DE *Attalea attaleoides* (BARB. RODR.) WESS.
BOER E *Astrocaryum gynacanthum* MART. EM UMA FLORESTA DE
TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL.**

Ana Paula Porto Ferreira

Manaus

2011



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA – PPGDB

**COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE DE PALMEIRAS (ARECACEAE) E
REMOÇÃO DE FRUTOS DE *Attalea attaleoides* (BARB. RODR.) WESS.
BOER E *Astrocaryum gynacanthum* MART. EM UMA FLORESTA DE
TERRA-FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL.**

Ana Paula Porto Ferreira

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica.

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Martins Venticinque
Co-orientadora: Profa. Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo

Manaus
2011

Ficha Catalográfica
(Catalogação realizada pela Biblioteca Central da UFAM)

Ferreira, Ana Paula Porto

F383c Composição da comunidade de palmeiras (Arecaceae) e remoção de frutos de *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer e *Astrocaryum gynacanthum* Mart. em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central / Ana Paula Porto Ferreira. - Manaus: UFAM, 2011.

92 f.; il.

Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica) — Universidade Federal do Amazonas, 2011.

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Martins Venticinque

Co-orientadora: Prof^a. Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo

1. Palmeiras 2. Solo - Características químicas e físicas 3. Palmeiras - Frutos I. Venticinque, Eduardo Martins (Orient.) II. Araújo, Maria Gracimar Pacheco de (Co-orient.) III. Universidade Federal do Amazonas IV. Título

CDU 582.521.11 (811.3)(043.3)

Sinopse:

A riqueza, composição e abundância de espécies de palmeiras (Arecaceae) foram estudadas em uma área de 24 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central. Foram realizadas amostragens em 31 parcelas de 250X4 m uniformemente distribuídas. Foi analisado o papel de fatores espaciais, edáficos e ambientais influenciando a riqueza e a composição de espécies de palmeiras, bem como a distribuição das 11 espécies mais abundantes. Nesta mesma área indivíduos de *Astrocaryum gynacanthum* Mart. e *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer com frutos maduros foram monitorados com armadilhas fotográficas para o registro das espécies de frugívoros que removeram seus frutos, posteriormente as características morfológicas das espécies de palmeiras foram relacionadas com as suas respectivas taxas de remoção.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar gostaria de advertir ao leitor, desta dissertação que esses agradecimentos serão bem longos. Desde quando eu comecei a fazer o mestrado que uso a frase: “A lista de agradecimentos da minha dissertação só cresce”. Mas isso me deixa muito feliz, pois isso só me mostra o grande número de pessoas boas que ainda existe no mundo e os grandes amigos com os quais pude e posso contar;

Agradeço:

Em primeiro lugar a Deus que esteve sempre comigo, me ajudando, guiando e confortando em todas as etapas deste trabalho;

À minha família (meu pai, meus irmãos, cunhadas, Dindo, Vivi, sobrinhos, afilhados, tios, primos e minha “Vó Carola” que de onde estava também olhava por mim) que mesmo de longe sempre torceu por mim, me amparou nos momentos difíceis e me incentivou quando a vontade era desistir, mas em especial gostaria de agradecer a minha Mãe a mulher mais forte e doce que já conheci, sem o teu exemplo de luta e bravura, jamais teria conseguido qualquer coisa em minha vida. Amo vocês e obrigada por tudo!

Ao meu orientador Eduardo Martins Venticinque (“Dadão”), pela orientação, auxílio, paciência, compreensão e principalmente pelo bom humor e capacidade de transformar qualquer problemão em um probleminha;

À minha co-orientadora Maria Gracimar Pacheco de Araújo (“Gal”), por tudo, desde a co-orientação, às dicas e explicações valiosas sobre as palmeiras, os conselhos, empréstimo de material, auxílio em campo, auxílio na identificação das palmeiras no herbário e até mesmo pelas gostosas comidas e descontração, o que deixava as atividades de campo mais leves, valeu mesmo! “Gal”!

À minha grande amiga, professora, exemplo, incentivadora, colega de noitadas acordadas estudando, ... Grace de Lourdes Cardoso por tudo, Grace! Se eu fosse listar tudo o que tenho a te agradecer seriam muitas páginas, mas eu e você sabemos por quê! Valeu!

Não poderia deixar de agradecer ao meu amigo Daí! Seu Elcio Theodoro da Silva! Muito obrigada por tudo! E desculpe por ter roubado a sua esposa em muitos fins de semana e feriados!

Ao Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno, por toda ajuda, desde quando começamos a estudar para fazer as provas de seleção, pela ajuda no plano, na qualificação, no campo, na

dissertação, pelas correções e aulas de inglês e estatística e por todo amor, carinho e incentivo nestes dois anos que foram os mais difíceis da minha vida;

Ao professor Marcelo Gordo, desde a idéia inicial para a dissertação, a mediação para a orientação pelo “Dadão”, o esclarecimento de dúvidas, empréstimo de materiais, auxílio em campo e por ter disponibilizado o seu laboratório e toda a sua equipe de trabalho, para auxiliar no desenvolvimento deste trabalho, obrigada Gordo!

Ao professor Marcelo Menin por todo auxílio e disponibilidade, por ter mediado o auxílio financeiro a este trabalho, pelos dados de altitude e coordenadas geográficas da Fazenda Experimental e por tentar ajudar a resolver todos os problemas que apareceram no decorrer desta dissertação;

Ao seu “Naldo” (Rosinaldo Conceição Nascimento), Seu Pedro (Pedro José dos Santos Fernandes) e “Careca” (Jonatha Pereira da Silva), pela grande força nas atividades de campo, sem o auxílio de vocês com certeza este trabalho não teria saído;

Ao Francisco Elífilo Pacheco de Araújo por toda a simpatia e auxílio, num dos meus primeiros campos, quando estava ainda perdida, obrigada “Chiquinho”;

À equipe do Projeto Sauim-de-Coleira: Marcelo Gordo, Grace Cardoso, Elcio Theodoro da Silva, Marisângela Pinto dos Anjos, Odilamar Menezes, Benedito Domingos Monteiro Neto, José Jerônimo Leite, Gabriel Augusto Melo, Jéssica Silva Ramos, Ayra Souza Faria de Oliveira, Viviane Costa da Silva, Sandra Maria Freitas Brandão e Aline Souza de Menezes Medeiros pelo auxílio que me prestaram nas várias fases desta jornada;

Ao Programa de Pós-graduação em Diversidade Biológica (coordenação e secretaria) pelo acompanhamento durante este período de formação;

Aos Professores: Maria Ivone Lopes da Silva, Antonio Carlos Webber, Thierry Ray Jehlen Gasnier, Marcelo Menin, Ronis da Silveira, Maria Ermelinda do Espírito Santo Oliveira e Eduardo Martins Venticinque pelas disciplinas ministradas;

Ao seu Francisco Gaspar de Oliveira e a todos os motoristas do setor de transportes da UFAM pela disponibilidade e simpatia no deslocamento até a nossa área de amostragem;

À equipe da Fazenda Experimental da UFAM que nos receberam e auxiliaram sempre com muita presteza e simpatia;

Aos amigos da Educação a Distância da UFAM: Grace de Lourdes Cardoso, André Luiz d’Óran Pinheiro e Blanche Coutinho Medeiros que sempre me apoiaram e cobriram as minhas falhas durante esses dois anos;

Às amigas Éllida Lima de Mesquita, Amanda Piraice Gomes, Erika Andrade e Jaqueline Silva que sempre estiveram por perto ouvindo as minhas “ladainhas” e ajudando naquelas tarefas que sempre apareciam de surpresa e davam muito trabalho. Obrigada meninas!

À Maria Tereza Costa Lima, Antônio da Mata Pequeno Filho, Alessandra Kariza Lima, Edvaldo Chaves e Sofia Lima Chaves, que me apoiaram em tudo que puderam nesta etapa.

À Francis Paola Castro Paz, Lis Broedel e à Maria Manola Paz Perinango, amigas que muito me apoiaram e incentivaram nesses últimos meses decisivos e terríveis.

Aos meus queridos colegas da turma de 2009: Francisco, Larissa, Márcio, Alexandre, Bruno, Jorge, Leandro, Samuel, Luís, Mário, Jeferson, entre disciplinas, campo, festas, brigas e a dissertação, valeu por tudo galera!

Ao pessoal do doutorado: Maria, Rachel, Grace, Nicole, Wanessa, Lúcia, Adriano e Wellington pela parceria, disciplinas e reuniões;

Ao meu parceiro de grupo taxonômico Gabriel Augusto Martins de Melo, o qual eu explorei em muitas etapas do trabalho.

À M. Sc. Maíra Benchimol de Souza por toda a presteza e ajuda principalmente com referências bibliográficas para este trabalho.

À Wildlife Conservation Society (WCS) pelo empréstimo das armadilhas fotográficas e outros materiais para o desenvolvimento deste trabalho;

Ao M. Sc. Fábio Rohe pelo auxílio na identificação dos mamíferos, e pela solicitude de sempre para o esclarecimento de dúvidas e conversas. Valeu “Trupico”;

À M. Sc. Manoela Borges pelas dicas com os pequenos mamíferos durante a preparação para a aula de qualificação;

Ao Dr. Mário Cohn-Haft pelo auxílio na identificação das aves, pela solicitude e simpatia;

À Dra. Maria Nazareth F. da Silva e à M. Sc. Carla Gomes Bantel pelo auxílio na identificação dos pequenos mamíferos, pelos esclarecimentos, simpatia e muito boa vontade em ajudar;

Ao Dr. Andrew Henderson pelo auxílio e esclarecimento de dúvidas sobre a identificação das palmeiras;

Ao Dr. Hedinaldo Narciso Lima pelos dados referentes à granulometria e à química do solo na área de estudo;

À M. Sc. Diana Patricia Rojas Ahumada pelos dados referentes à espessura de serrapilheira e distância para o curso d'água mais próximo e pelas inúmeras ajudas durante este trabalho;

À M. Sc. Thaise Emilio Lopes de Sousa pelos esclarecimentos sobre o protocolo de amostragem de palmeiras e esclarecimento de dúvidas de um modo em geral;

À Dra. Maria Luisa Jorge, Dr. José M. Vieira Fragoso e Dra. Flávia Regina Capellotto Costa pelas contribuições ao plano de trabalho desta dissertação;

Ao Dr. Renato Cintra, Dr. Alberto Vicentini e Dr. Antonio Carlos Webber pelas contribuições na aula de qualificação;

À CAPES e a FAPEAM pelos meses de bolsas concedidas;

Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) por ter permitido o uso da grade de amostragens e pelas instalações de um modo em geral;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo apoio financeiro ao projeto (CNPq - processos 470375/2006-0 e 558318/2009-6 concedidos ao Dr. Marcelo Menin).

Muito obrigada, de coração, a todos!

Resumo

Palmeiras (Arecaceae) são elementos extremamente conspícuos em florestas tropicais, esta família é extremamente diversa e abundante nos trópicos e, além disso, é importante tanto para os frugívoros dessas florestas, com espécies consideradas recursos-chave dentro das comunidades, como para o homem, em função de seus inúmeros usos. Este trabalho avaliou os efeitos da distância geográfica, variáveis edáficas e ambientais sobre a riqueza e composição da comunidade de palmeiras e sobre as 11 espécies mais abundantes em uma floresta de terra-firme na Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas (Amazônia Central). Este estudo investigou ainda os vertebrados frugívoros responsáveis pela remoção dos frutos de *Astrocaryum gynacanthum* Mart. e *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer bem como avaliou o efeito de algumas características estruturais das palmeiras individuais (altura, número de folhas e número de frutos) sobre a frequência de visitação destes frugívoros e o efeito destas sobre as taxas de remoção de frutos. Para tal, palmeiras (Arecaceae) foram amostradas em 31 parcelas de 250 x 4 m, distribuídas sistematicamente sobre uma área de 24 km². Coordenadas geográficas, características do solo, espessura da serrapilheira, distância para o curso d'água mais próximo e altitude foram obtidos para todas as parcelas. A composição de espécies foi ordenada por meio de Escalonamento Multidimensional Não-métrico (NMDS), posteriormente foram realizadas regressões múltiplas com partição de variância. Por último as espécies foram submetidas a “*Indicator Species Analysis*” para avaliar quais espécies são indicadoras de ambiente (platô, vertente, baixo e campinarana), padrão de relevo e geomorfologia. Utilizou-se armadilhas fotográficas para registrar as espécies de animais removedores e calculou-se as probabilidades de manipulação dos frutos das palmeiras para cada um dos frugívoros removedores. Foram registrados 42 táxons (entre estas duas formas), a riqueza variou de quatro a 21 espécies e não foi explicada por nenhuma das variáveis analisadas. A composição da comunidade de palmeiras foi influenciada pelas variáveis estudadas, principalmente pelas características do solo (físicas e químicas) e em menor grau pelo ambiente (altitude e distância para o curso d'água mais próximo). Das 11 espécies mais abundantes seis tiveram sua abundância explicada por alguma das variáveis aqui analisadas, e responderam de maneira diferente a estas mesmas variáveis, 18 espécies foram indicadoras de ambiente, nove de padrão de relevo e apenas cinco de unidades geomorfológicas. Para *A. gynacanthum* a taxa de remoção primária foi 0% e a taxa de remoção secundária média foi $53,3 \pm 0,29\%$ variando de 0 a 87,1%. Nove espécies de frugívoros foram registradas, as duas mais frequentes foram *Myoprocta acouchy* e *Proechimys* spp., essas duas espécies também foram as que apresentaram maior probabilidade de manipulação. Para *A. attaleoides* a taxa de remoção geral média foi $27,1 \pm 0,35\%$ variando de 0 a 95,4%. Foram registradas 11 espécies de removedores e a mais frequente foi *Guerlinguetus aestuans*, também com maior probabilidade de manipulação. Poucas relações significativas foram encontradas entre as características estruturais das palmeiras e as taxas de remoção. Estes resultados reforçam sugestões prévias de que, em escalas espaciais intermediárias (1-10 km), a heterogeneidade ambiental é a principal estruturadora da composição de espécies de palmeiras e evidenciam a importância de pequenos roedores como removedores de frutos e sementes de plantas em regiões tropicais.

Abstract

Palms (Arecaceae) are conspicuous elements in tropical forests. This family is diverse and abundant in the tropics, where it represents key resources for frugivore communities and also is widely used by men. This work has assessed the effects of geographical distance and environmental variables on species richness, species composition and abundances of the 11 most abundant species of a palm community in a non-flooded Amazonian forest at Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas (Central Amazonia). This study has also investigated the vertebrate frugivores responsible for fruit removal in *Astrocaryum gynacanthum* Mart. and *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Bôer., and evaluated the effect of some structural features of individual palms (height, number of leaves and number of fruits) on the frequency of frugivore visitation, and the effects of the latter on fruit removal. Palms were sampled in 31 250 x 4 m plots, systematically distributed over a 24 km² area. Geographical coordinates, soil characteristics, litter depth, distance to the nearest water course and altitude were obtained for all plots. Species composition was ordinated by Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS). Then, multiple regressions were run with variance partitioning of community descriptors against spatial and environmental variables. Last, Indicator Species Analysis was used to assess which species could be used as indicators of environment (plateau, slope, bottomland and “*campinara*”), geomorphology and relief pattern. Camera traps were used to record animal species involved in fruit removal, for which fruit manipulation probabilities were calculated. Forty-two *taxa* were recorded (including two forms). Species richness varied between four and 21 and was not explained by any of the analyzed variables. Palm community composition was influenced by the studied variables, mainly by physical and chemical soil properties, and to a lesser extent by altitude and distance to the nearest stream. Six out of the 11 most abundant palm species had their abundance patterns explained by some of the analyzed variables, but their responses were different. Eighteen species were found to be indicators of environment, nine indicated relief pattern and only five indicated geomorphologic units. *A. gynacanthum*'s primary removal was null, but average secondary removal rate was $53,3 \pm 0,29\%$, ranging from 0 to 87,1%. Nine frugivore species were recorded. *Myoprocta acouchy* e *Proechimys* spp. were two most frequent species, as well as those with higher probabilities of fruit manipulation. *A. attaleoides*'s average general removal rate was $27,1 \pm 0,35\%$, ranging from 0 to 95,4%. Eleven animal species were recorded as fruit removers for this palm. Among these, *Guerlinguetus aestuans* was both the most frequent and that with higher probability of fruit manipulation. Few significant relationships were found between palm structural characteristics and removal rates. These results reinforce previous suggestions that environmental heterogeneity is the main factor structuring palm species composition at intermediate spatial scales (1-10 km) and evidence the importance of small rodents in the removal of fruits and seeds in tropical regions.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1. Imagem da área da Fazenda Experimental da UFAM. Círculos representam parcelas ripárias ou aquáticas e triângulos parcelas terrestres..... 15

Figura 2. Imagem da área da Fazenda Experimental da UFAM mostrando padrões de relevo. PAFV: Planos arenosos em fundos de vale, PATP: Planos arenosos em topos de platôs, CT: Colinas tabulares, PF: Planícies fluviais, TPDVA: Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos, TR: Tabuleiros rampeados, TLOPPE: Topos de platôs e espigões com superfície levemente ondulada..... 19

Figura 3. Gradiente de substituição de espécies de palmeiras na área estudada (ordenação quantitativa incluindo todas as espécies). 24

Figura 4. Composição da comunidade nos diferentes ambientes na área de estudo 25

Capítulo 2

Figura 1. Imagem da área da Fazenda Experimental da UFAM. Círculos representam parcelas ripárias ou aquáticas e triângulos parcelas terrestres..... 43

Figura 2. A - Indivíduo adulto de *A. gynacanthum*. B – Vista da copa em detalhe. C – Infrutescência..... 45

Figura 3. A - Indivíduo adulto de *A. attaleoides* B – Vista da copa em detalhe. C – Infrutescência..... 46

Figura 4. A - Horários de visitaç o de *Myoprocta acouchy* e *Proechimys* spp. B - Hor rios de visitaç o de *Dasyprocta leporina*, *Didelphis marsupialis* e *Guerlinguetus aestuans*. A  rea cinza das figuras representam a noite e a branca o dia.. 50

Figura 5. A - Efeito do número de folhas sobre o número de frutos produzidos de *A. attaleoides*. B – Efeito da frequência de visitas de *Guerlinguetus aestuans* sobre a taxa de remoção geral.51

Figura 6. A - Horários de visitação de *Guerlinguetus aestuans* e *Prochimys* spp. B - Horários de visitação de *Didelphis marsupialis*, *Metachirus nudicaudatus* e *Myoprocta acouchy*. A área cinza das figuras representam a noite e a branca o dia.53

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Unidades geomorfológicas e seus respectivos padrões de relevo presentes na área de estudo.....	14
Tabela 2. Resumo das variáveis usadas nas regressões múltiplas.	18
Tabela 3. Valores das cargas obtidas na PCA das variáveis preditoras.	20
Tabela 4. Taxons registrados na área de estudo com seus respectivos números de indivíduos e número de parcelas em que ocorreram.....	21
Tabela 5. Resultados das regressões múltiplas (R^2 e coeficientes padronizados).	25
Tabela 6. Partição da variância dos modelos de regressão múltipla para riqueza e composições.	26
Tabela 7. Partição da variância dos modelos de regressão múltipla para as espécies de sub-bosque.	26
Tabela 8. Partição da variância dos modelos de regressão múltipla para as espécies de dossel e sub-dossel.	27

Capítulo 2

Tabela 1. Probabilidades de manipulação de cada uma das espécies removedoras para as duas espécies de palmeiras deste estudo.	52
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

SUMÁRIO

Introdução geral	1
Literatura citada	5
Objetivos	9
Capítulo 1: Como a comunidade de palmeiras (Arecaceae) responde às variações nos gradientes ambientais? E quais as espécies são indicadoras de ambiente, padrão de relevo e geomorfologia?	10
Resumo	11
Introdução.....	12
Material e Métodos	13
Área de estudo	13
Coleta de dados.....	15
Análise dos dados	16
Resultados	19
Variáveis ambientais	19
Características gerais da comunidade	20
Padrões de riqueza e composição	22
Padrões de abundância	23
Espécies indicadoras	27
Discussão.....	28
Características gerais da comunidade	28
Padrões de riqueza e composição	28
Padrões de abundância	31
Espécies indicadoras	31
Conclusões.....	32
Agradecimentos	33
Referências	33

Capítulo 2: <i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart e <i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) Wess. Boer: quem são os vertebrados envolvidos na remoção de seus frutos na Amazônia Central? E como as características estruturais das palmeiras podem influenciar as suas taxas de remoção?.....	38
Resumo.....	39
Introdução.....	40
Métodos.....	42
Área de estudo	42
Espécies estudadas	44
Parcelas para estimativa de densidade das espécies	46
Monitoramento dos indivíduos em frutificação e armadilhamento fotográfico	46
Análise dos dados	47
Resultados	49
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	49
<i>Attalea attaleoides</i>	50
Discussão.....	53
Agradecimentos	57
Literatura Citada	58
Conclusão geral	67
Apêndice I	68
Apêndice II.....	68
Apêndice III.....	69
Apêndice IV.....	71
Apêndice V.....	73
Apêndice VI.....	75
Apêndice VII	77

Formatação

A dissertação apresentada segue as normas do periódico *Journal of Vegetation Science* para o primeiro capítulo e introdução geral e do periódico *Journal of Tropical Ecology* para o segundo capítulo.

Introdução geral

Atualmente não é mais novidade falar da enorme diversidade que a Floresta amazônica abriga em seus aproximadamente 6.000.000 de km². Mas quantas espécies realmente compõem essa diversidade? Isso é uma pergunta de difícil resposta, para a grande maioria dos grupos taxonômicos distribuídos ao longo desta floresta. E para realmente contribuir para a construção desta resposta é necessário entender os mecanismos geradores dos padrões de distribuição e abundância dos organismos estudados (Elith & Leathwick 2009). Segundo Soberón & Peterson (2005) existem quatro tipos de fatores que limitam a distribuição de uma espécie, são eles: condições abióticas, fatores bióticos, capacidade de dispersão e capacidade de se adaptar a novas condições.

Desse modo, um primeiro passo, para tentar responder essa questão é o levantamento sistematizado das espécies em um determinado local, das características do ambiente onde essas espécies se encontram e das interações que estas estabelecem com outras espécies, ou seja, estudos básicos sobre a ocorrência, abundância, biologia e ecologia das espécies da fauna e da flora de cada um dos complexos ambientes que formam esta intrigante floresta. Porém, segundo Magnusson et al. (2005) mesmo com o grande esforço que se tem empreendido, com pesquisas nessas áreas, ainda são insuficientes os trabalhos dessa natureza, diante da imensidão deste bioma, isso é ainda mais agravado quando se refere a “Amazônia brasileira”.

Boa parte da imensa diversidade biológica da Amazônia está representada pelas plantas, que são organismos produtores neste sistema, onde somente as Angiospermas (Magnoliophyta) somam cerca de 30.000 espécies (Lewinsohn 2005) e dentre essas espécies estão as palmeiras (Arecaceae), uma família sempre lembrada como símbolo de florestas tropicais.

Quase 70% de todas as espécies de palmeiras existentes ocorrem exclusivamente nos trópicos (Jones 1995) e por pertencerem a uma das maiores famílias de plantas tanto em riqueza quanto em abundância, ocupando quase todos os habitats (Henderson et al. 1995), estão entre as plantas floríferas mais antigas do planeta, seus vestígios mais remotos tem datação de mais de 120 milhões de anos (Lorenzi et al. 2004).

Segundo a classificação de Dransfield et al. (2008) a família Arecaceae está dividida em cinco subfamílias: Calamoideae, Nypoideae, Coryphoidae, Ceroxyloideae, Arecoideae, cada uma destas subfamílias estão compostas por tribos e subtribos. Existem entre 1500 a

2800 espécies (Uhl & Dransfield 1987; Henderson et al. 1995) e 189 gêneros (Uhl & Dransfield 1999) de palmeiras em todo o mundo, essa variação muito grande no número de espécies deve-se a discordância entre diferentes autores quanto a delimitação das entidades taxonômicas. Nos trópicos existem em torno de 550 espécies e 67 gêneros, para a Amazônia são reconhecidas 180 espécies e 39 gêneros (Kahn & de Granville 1992), no Brasil estão distribuídas em 119 espécies, pertencentes a 39 gêneros (Henderson et al. 1995).

As palmeiras apresentam uma arquitetura peculiar e de fácil reconhecimento, com caule do tipo estipe que pode ser aéreo, subterrâneo ou escandente, solitário ou cespitoso (formando touceiras) de diâmetro (desde poucos milímetros até 1,80 m) e altura (de 0,5 a 50 m) variáveis, podem ter folhas muito diversas tanto em relação ao tamanho, como forma e divisão (Henderson et al. 1995; Henderson 1995; Lorenzi et al. 2004). As suas flores são organizadas em inflorescências do tipo espiga, racemo ou panícula, e estas são protegidas por uma bráctea (espata), as flores na maioria das espécies, são pouco atraentes devido ao seu tamanho reduzido e coloração pouco vistosa, mas apresentam uma característica muito interessante, as flores possuem termogênese (produção de calor) o que volatiliza os compostos odoríferos das flores atraindo seus polinizadores (Ribeiro et al. 1999).

Os frutos das palmeiras são muito variáveis, com relação a inúmeras características, desde cor, tamanho, forma, textura, etc. São formados basicamente por três camadas: epicarpo, mesocarpo e endocarpo, o endocarpo é duro e lenhoso e fortemente aderido às sementes (Henderson 2002).

Algumas espécies de palmeiras, por exemplo, *Astrocaryum murumuru* Mart têm sido citadas por vários autores como recursos chave dentro das comunidades (Beck & Terborgh 2002), pois possuem frutos ricos em lipídeos e/ou carboidratos (Zona & Henderson 1989; Henderson 2002), apresentam geralmente assincronia de frutificação, além de disponibilizarem tanto mesocarpo (polpa) quanto o endosperma como recursos alimentares para a fauna (Henderson 2002).

Os frutos das palmeiras não são só importantes aos animais silvestres, o homem é um grande beneficiário dos recursos advindos deste grupo, utilizando-os como fonte de alimento, para construções e artesanato em geral, paisagismo, medicina alternativa (Balick & Beck 1990; Mendonça & Araújo 1999) e recentemente há um crescente interesse do uso de algumas espécies desta família na produção de biodiesel em função da grande produção de óleo dos frutos e sementes de algumas palmeiras (Clement et al. 2005). Juntamente com Poaceae

(Gramineae) e Fabaceae (Leguminosae), Arecaceae compõe o grupo de plantas mais utilizadas pelo homem (Henderson et al. 1995).

Vários autores já compilaram registros de animais que se alimentam de frutos de palmeiras, e descobriram que há uma grande variedade de grupos incluindo aves, peixes, insetos, répteis, morcegos e outros mamíferos (Zona & Henderson 1989; Pimentel e Tabarelli 2004; Fragoso 2005; Piedade et al. 2006). Esses animais ao se alimentarem dos frutos das palmeiras participam do processo de remoção (predação/dispersão) dos seus frutos, porque eles podem deslocar as sementes de próximo da planta mãe através de suas ações como: regurgitar, defecar, cuspir, esconder ou simplesmente derrubar os frutos para longe da planta parental, o que teoricamente aumenta as suas chances de sobrevivência (Janzen 1970).

A remoção de frutos e sementes é um processo fundamental para a manutenção das espécies de plantas nas comunidades. O processo de remoção afeta o recrutamento de plântulas, a distribuição espacial e a viabilidade das populações e influencia a estrutura da vegetação e a dinâmica das florestas contribuindo para a manutenção da diversidade vegetal (Bleher & Bohing-Gaese 2001; Herrera 2002). Representando a ligação entre a última fase reprodutiva da planta com a primeira fase do recrutamento da população, caso a semente seja dispersa, ou a morte da semente caso ela seja predada.

Dentre os tipos de dispersão, o mais representativo nas florestas tropicais úmidas é a zoocoria. Estima-se que em florestas neotropicais entre 87 e 90 % das espécies lenhosas apresentem frutos com características para zoocoria (Peres & Roosmalen 2002). Por outro lado estimativas apontam que a biomassa animal das comunidades de florestas tropicais pode ser composta em até 80% por vertebrados frugívoros (Gautier-Hion et al. 1985; Janson & Emmons 1990). E alguns estudos já mostraram que a abundância de vertebrados frugívoros é maior em áreas onde a produtividade de frutos é alta (Levey 1988; Blake & Loiselle 1991; Loiselle & Blake 1991). Outra questão interessante que corrobora a relevância desta interação para a manutenção das populações de frugívoros é que a disponibilidade de frutos pode influenciar a taxa de mortalidade de alguns frugívoros (Foster 1982; Wright et al. 1999).

Isso mostra que essa interação é importante para ambos os atores envolvidos. Os animais precisam dos frutos das plantas que são sua fonte de alimento e as plantas necessitam dos animais para garantir seu sucesso reprodutivo e consequente manutenção da espécie, acredita-se que essas interações tenham um papel muito importante na manutenção da biodiversidade (Allen-Wardell et al. 1998).

Henderson (2002) afirma que todos os animais que visitam as infrutescências de palmeiras são predadores, porém mesmo que a finalidade dos animais visitantes seja predação dos frutos e sementes, as sementes que sobrevivem são as que direcionam o recrutamento de plantas (Levey & Byrne 1993) e, além disso, Zona & Henderson (1989) colocam que a categorização entre dispersor e predador de sementes é muito difícil e artificial. Segundo estes autores o que existe é um *continuum* da dispersão de alta qualidade (dispersão eficaz) à de baixa qualidade (predação), onde uma dada espécie animal ora atua como dispersora, ora como predadora. Também, nem sempre a predação ocorre em maior proporção, vários trabalhos têm mostrado que as proporções de sementes dispersas e predadas oscilam dependendo do período do ano, da disponibilidade de outros recursos, do ambiente em que a planta parental se encontra, do número de frutos/sementes disponíveis (densidade de frutos/sementes) e da densidade de adultos coespecíficos (Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo 1998; Beck & Terborgh 2002; Fragoso 2005). Deste modo, estudos sobre as interações entre as espécies de palmeiras e seus removedores são a base inicial para o esclarecimento da influência de cada uma dessas variáveis sobre as proporções de sementes dispersas e predadas e conseqüentemente do efeito desses dois processos sobre a distribuição dos indivíduos nas comunidades.

O presente estudo realizou o levantamento das espécies de palmeiras existentes no sistema de amostragens da Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas implantado recentemente pelo PPBIO (Programa de Pesquisa em Biodiversidade), e relacionou a riqueza, a composição de espécies e a distribuição de 11 espécies mais abundantes com as características espaciais, edáficas e ambientais já levantadas, por outros estudos realizados na área e, além disso, gerou informações iniciais sobre as interações de duas espécies de palmeiras, *Astrocaryum gynacanthum* Mart. e *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer e os vertebrados frugívoros que se alimentam dos seus frutos, no intuito de contribuir para a discussão da influência dos gradientes ambientais e da remoção de frutos e sementes para a distribuição e abundância desse grupo de plantas.

Literatura citada

- Allen-Wardell, G., Berhnhardt, P., Bitner, R. & Feinsinger, P. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 1: 8-17.
- Balick, M.J. & Beck, H.T. 1990. *Useful palms of the world. A synoptic bibliography*. Columbia University Press. New York, NY, US.
- Beck, H. & Terborgh, J. 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology* 18: 275-288.
- Blake, J.G. & Loiselle, B.A. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *AUK* 108: 114-130.
- Bleher, B. & Bohing-Gaese, K. 2001. Consequences of frugivores diversity for seed dispersal, seedling stablishment and spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia* 129: 385-394.
- Clement, C.R., Lleras Pérez, E. & van Leeuwen, J. 2005. O potencial das palmeiras tropicais no Brasil: acertos e fracassos das últimas décadas. *Agrociencias* 9(1-2): 67-71.
- Dransfield, J., Uhl, N.W., Asmussen, C.B., Baker, W.J., Harley, M.M. & Lewis, C.E. 2008. *Genera Palmarum: Evolution and Classification of Palms*. Kew Publishing Royal Botanic Gardens, Londres, UK.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677-97.
- Foster, R. B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. In: Leigh, E.G., Rand, A.S., Windsor, D.M. (eds). *The ecology of a tropical forest: Seasonal rhythms and longterm changes* pp. 201-212. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, US.

- Fragoso, J.M.V. 2005. The role of trophic interactions in community initiation, maintenance and degradation. In: Burslem, D.F.R.P., Pinard, M.A. & Hartley, S.E. *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*, pp. 310-327. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C.; Decoux, J.P., Dubost, B., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussillon, C. & Thiollay, J.M. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical wet forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- Henderson, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York, NY, US.
- Henderson, A. 2002. *Evolution ecology of palm*. New York Botanical Garden Press, New York, NY, US.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. 1995. *Filde guide to the palms of the Americas*. Oxford University Press, New York, NY, US.
- Herrera, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (eds.). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. pp. 210-220. Blackwell, Oxford, UK.
- Janson, C.H. & Emmons, L.H. 1990. Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National park, Peru. In: Gentry, A.H. (ed.) *Four Neotropical rainforests*, pp. 314-338. Yale University Press, New Haven, CT, US.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Jones, D.L. 1995. *Palms throughout the world*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, US.

- Kahn, F. & de Granville, J.-J. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonian*. Ecological Studies 95. Springer-Verlag, Berlin, DE.
- Levey, D.J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.
- Levey, D.J. & Byrne, M.M. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802-1812.
- Lewinsohn, T.M. (Org.) 2005. *Avaliação do estado do conhecimento da biodiversidade brasileira*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, BR.
- Loiselle, B.A. & Blake, J.G. 1991. Temporal variation in birds and fruit along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- Lorenzi, H., Souza, H.M., Madeiros-Costa, J.T., Cerqueira, L.S.C. & Ferreira, E. 2004. *Palmeiras Brasileiras e Exóticas Cultivadas*. Plantarum, Nova Odessa, SP, BR.
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R.C., Luizão, F., Costa, F.R.C., Castilho, C.V. & Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: uma modificação do método de Gentry pra inventários de biodiversidade em sítios para pesquisa ecológica de longa duração. *Biota Neotropica*, 5(2). <<http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?point-ofview+bn01005022005>>
- Mendonça, M.S. & Araújo, M.G P. 1999. A semente de bacaba (*Oenocarpus bacaba* Mart. Arecaceae): aspectos morfológicos. *Revista Brasileira de Sementes* 21(1): 122-124.
- Peres, C.A. & Van Roosmalen, M.G.M.. 2002. Primate frugivory in two species-rich neotropical forest: implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. In: Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (Eds.). *Frugivory and seed dispersal: Ecological, evolutionary and conservation*, pp. 407–421. CABI Publishing, Oxford.

- Piedade, M.T.F., Parolin, P. & Wolfgang J.J. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. *Revista de Biologia Tropical* 54(4): 1171-1178.
- Pimentel, D.S. & Tabarelli, M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36(1): 74-84.
- Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H.P., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.C.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M.R. & Procópio, L.C. 1999. *Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, BR.
- Sánchez-Cordero, V. & Martínez-Gallardo, R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14: 139-151.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Uhl, N.W. & Dranfield, J. 1987. *Genera Palmarum. A classification of Palms based on the work of Harold E. Moore-Jr.* Allen Press, Lawrence, KS, US.
- Uhl, N.W. & Dranfield, J. 1999. Genera Palmarum after ten years. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 83: 245-253.
- Wright, S.J., Carrasco, C., Calderón & O, Paton, S. 1999. The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.
- Zona, S. & Henderson, A. 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana*. 11: 6-21.

Objetivos

Objetivo geral

Levantar as espécies de palmeiras existentes em uma área de floresta de terra-firme e relacionar a riqueza, composição de espécies e a distribuição de 11 espécies mais abundantes com os gradientes ambientais e gerar informações iniciais sobre o processo de remoção de frutos/sementes de *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. e *Astrocaryum gynacanthum* Mart.

Objetivos específicos

- Testar o efeito da distância geográfica, variáveis do solo e ambientais sobre a riqueza e a composição da comunidade de palmeiras (Arecaceae) e sobre a distribuição das espécies mais abundantes na área de estudo;
- Listar as espécies indicadoras de ambiente, padrão de relevo e unidade geomorfológica;
- Estimar a densidade populacional de *A. attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer e *A. gynacanthum* Mart.;
- Registrar as espécies de vertebrados frugívoros envolvidos no processo de remoção de frutos destas mesmas espécies;
- Avaliar as taxas de remoção primária e secundária de *A. gynacanthum* e a taxa de remoção geral de *A. attaleoides*;
- Avaliar o efeito do número de frutos produzidos, do número de folhas e das alturas das palmeiras individuais sobre as frequências de visitas de removedores mais frequentes e avaliar o efeito da frequência de visitação destes removedores sobre as taxas de remoção;
- Estimar a probabilidade de manipulação de frutos de cada uma das duas espécies de palmeira por frugívoros removedores;
- Registrar os horários de atividade das espécies manipuladoras nas duas espécies de palmeiras.

Ferreira, A. P. P.; Araújo, M. G. P.; Venticinque, E. M. Como a comunidade de palmeiras (Arecaceae) responde às variações nos gradientes ambientais? E quais espécies são indicadoras de ambiente, padrão de relevo e unidade geomorfológica? Manuscrito formatado para *Journal of Vegetation Science*.

COMO A COMUNIDADE DE PALMEIRAS (ARECACEAE) RESPONDE ÀS VARIACÕES NOS GRADIENTES AMBIENTAIS? E QUAIS ESPÉCIES SÃO INDICADORAS DE AMBIENTE, PADRÃO DE RELEVO E UNIDADE GEOMORFOLÓGICA?

Ferreira, Ana Paula P.¹; Araújo, Maria G. P.¹; Venticinque, Eduardo M.²

¹ Universidade Federal do Amazonas - Avenida General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 3000, CEP: 69077-000, Coroado I, Manaus, AM, Brasil; E-mail anaportonick@gmail.com

² Universidade Federal do Rio Grande do Norte - Avenida Capitão-Mor Gouveia, 3005, CEP: 59076-400, Natal, RN, Brasil; E-mail eventicinque@wcs.org

Resumo:

Questões: Quais os efeitos da distância geográfica (espaço), características edáficas e ambientais sobre os padrões de riqueza e composição da comunidade de palmeiras? Quais os efeitos destas mesmas variáveis sobre a distribuição de 11 espécies mais abundantes na área de estudo? Quais espécies de palmeiras presentes na área são indicadoras de ambiente, padrão de relevo e unidade geomorfológica?

Localização: Fazenda Experimental da UFAM, Floresta de terra firme.

Métodos: Palmeiras (Arecaceae) foram amostradas em 31 parcelas de 250 x 4 m, distribuídas sistematicamente sobre uma área de 24 km². Características químicas e físicas do solo, espessura da serrapilheira e distância para o curso d'água mais próximo foram medidos em todas as parcelas. Medidas de altitude foram obtidas do SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*) e a classificação de cada parcela de acordo com a geomorfologia e o padrão de relevo foi realizada com informações obtidas do Relatório de Zoneamento Econômico – Ecológico do Distrito Agropecuário da Zona Franca de Manaus. A composição de espécies foi ordenada por meio de NMDS (Escalonamento Multidimensional Não-métrico), posteriormente foram utilizadas regressões lineares múltiplas com partição de variância tanto no modelo de composição, quanto nos modelos de distribuição das 11 espécies mais abundantes. Por último as espécies foram submetidas a “*Indicator Species Analysis*” para avaliar quais espécies são indicadoras de ambiente, geomorfologia e padrão de relevo.

Resultados: Foram registradas 42 taxons (incluindo duas formas), a riqueza variou de quatro a 21 espécies e não foi explicada por nenhuma das variáveis analisadas. A composição da comunidade de palmeiras foi influenciada pelas variáveis estudadas, principalmente pelas características edáficas e em segundo plano pelo ambiente (altitude e distância para o curso d'água). Das 11 espécies mais abundantes seis tiveram sua abundância explicada por alguma das variáveis aqui analisadas, e responderam de maneira diferente a estas mesmas variáveis, 18 espécies foram indicadoras de ambiente, nove de padrão de relevo e apenas cinco de unidades geomorfológicas.

Conclusões: As variáveis analisadas não puderam prever satisfatoriamente a riqueza de espécies, mas foram importantes na predição da composição de espécies. Entre as variáveis testadas destacaram-se como particularmente importantes, as edáficas. As espécies mais abundantes responderam de maneira desigual às variáveis ambientais testadas. O maior número de espécies indicadoras de ambientes e o menor número de espécies indicadoras de categorias topográficas e geomorfológicas e o exposto anteriormente reforçam estudos anteriores que indicam que as espécies de palmeiras têm nichos especializados.

Palavras-chave: composição da comunidade, características químicas e físicas do solo, altitude, distância para o curso d'água mais próximo e espessura da serrapilheira.

Nomenclatura: Henderson et al. (1995)

Introdução

Uma característica marcante das florestas tropicais é a sua elevada riqueza de espécies (Sherratt & Wikinson 2009) e um grupo de plantas particularmente diversificado e abundante nestas florestas é o das palmeiras (Arecaceae) (Henderson et al. 1995), as quais estabelecem inúmeras relações mutualísticas com a fauna (Henderson 2002), além de servirem a vários usos por populações humanas (Balick & Beck 1990).

Muitos dos mecanismos elencados para explicar esta alta diversidade de plantas nos trópicos estão associados à heterogeneidade ambiental em escalas de 1-10 km (Janzen 1970; Ricklefs 1977; Connell 1978; Clark et al. 1999; Condit et al. 2002). Entretanto, na Amazônia, a maior floresta tropical do mundo, a maioria dos estudos sobre a distribuição de palmeiras abordou escalas espaciais muito pequenas (Kahn & Castro 1985; Svenning 1999; Vormisto et al. 2000) ou muito amplas (Moraes 1996; Vormisto et al. 2004a; Montufar & Pintaud 2006; Normand et al. 2006), enquanto que escalas intermediárias receberam menor atenção (Sousa 2007; Costa et al. 2008).

Palmeiras apresentam uma típica zonação em sua distribuição. Por exemplo, algumas espécies costumam ser associadas a categorias topográficas como platô, vertente e baixio (Ribeiro et al. 1999) ou indicadoras de ambientes (de Granville 1992). Alguns estudos suportam uma estruturação da variação ambiental em porções descontínuas, como compartimentos geomorfológicos e padrões de relevo (Schoch & Dethier 1996; Brancaloni et al. 2003; Shin & Nakamura 2005). Porém nenhuma análise formal foi realizada até o

momento que embasasse o seu uso como espécies indicadoras de ambientes (categorias topográficas). Em todo caso, esta variação está associada a gradientes ambientais contínuos.

Alguns estudos na Amazônia mostraram relações entre a composição da comunidade de palmeiras e a topografia (Kahn & Castro 1985; Costa et al. 2008), a espessura da camada de serrapilheira (Sousa 2007), a abertura do dossel (Svenning 1999), características do solo (Vormisto et al. 2004b; Costa et al. 2008) e distância geográfica (Vormisto et al. 2004a). Porém, o solo por si só é constituído por vários componentes importantes à fisiologia que podem, conjuntamente, estruturar a comunidade de palmeiras. Uma característica edáfica particularmente importante é a acidez, ainda pouco abordada para palmeiras, uma vez que ela influencia a disponibilidade de nutrientes e de elementos tóxicos, como o alumínio (Raven et al. 2007). A acidez do solo por sua vez, está sujeita à regulação por colóides, como a matéria orgânica e a argila, mas os possíveis efeitos conjuntos destes fatores sobre a distribuição de palmeiras amazônicas ainda não foram explicitamente considerados. Além disto, a determinação das respostas de espécies individuais à variação ambiental pode ajudar a esclarecer o padrão observado para a comunidade como um todo.

Este estudo testa os efeitos da distância geográfica (espaço), características edáficas e outras características ambientais sobre a riqueza e a composição da comunidade de palmeiras (Arecaceae), bem como sobre a distribuição das espécies mais abundantes em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Também foi avaliada a adequação do uso de palmeiras como indicadoras de ambiente, padrão de relevo e unidade geomorfológica.

Material e métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas (2° 38' S; 60° 3' W; altitude 50 – 126 m), com área total de aproximadamente 3000 hectares, situada no km 38 da rodovia BR-174, Manaus/AM, Brasil (Fig. 1).

Compreende além de construções e áreas de plantio, uma área verde com floresta de terra firme sobre platôs, vertentes e ainda campinaranas e floresta secundária. Por fazer limite com outras reservas, que pertencem ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) e Instituto de Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) a vegetação da Fazenda Experimental faz parte de um grande *continuum* (Cruz 2001).

Dados de uma área próxima (Reserva do Cuieiras – 2° 35' 21.08" S, 60°06' 53.63" W) indicam que a média da temperatura mensal do ar varia de 24,1°C a 27,1°C. A precipitação anual total é de 2200 mm, com uma estação relativamente seca de julho a setembro (precipitação < 100 mm). A média da umidade relativa diária varia de 75%, no mês mais seco (agosto), a 95%, durante o pico de chuvas em abril (Luizão et al. 2004).

Segundo o Relatório de Zoneamento Econômico – Ecológico do Distrito Agropecuário da Zona Franca de Manaus (Maia et al. 2005), a área se encontra sobre quatro unidades geomorfológicas (Planícies de Inundação, Planos Arenosos, Superfícies Tabulares, Superfícies Colinosas) e cada uma dessas unidades geomorfológicas apresenta padrões de relevo distintos como descritos na tabela 1 (para mais detalhes sobre a descrição de cada uma das unidades geomorfológicas e os padrões de relevo correspondente veja Maia et al. 2005).

Tabela 1. Unidades geomorfológicas e seus respectivos padrões de relevo presentes na área de estudo.

UNIDADE GEOMORFOLÓGICA	PADRÃO DE RELEVO
Planícies de Inundação	Planícies fluviais (Apf)
Planos Arenosos	Planos arenosos em topos de platôs (Apa1)
	Planos arenosos em fundos de vale (Apa2)
Superfícies Tabulares	Topos de platôs e espigões com superfície levemente ondulada (Dtl1 e Dtl 2, De)
	Tabuleiros rampeados (Dt)
	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos (Dt, Dc, Dct)
Superfícies Colinosas	Colinas tabulares (Dct)

Na área foi instalado recentemente um sistema de trilhas do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) o que facilita o acesso à área e às amostragens. Este sistema conta com uma grade de 24 km², sendo 59 km de trilhas e 41 parcelas instaladas (21 são terrestres e 20 são ripárias - fig.1) posicionadas seguindo a curva de nível do terreno (Magnusson et al. 2005).

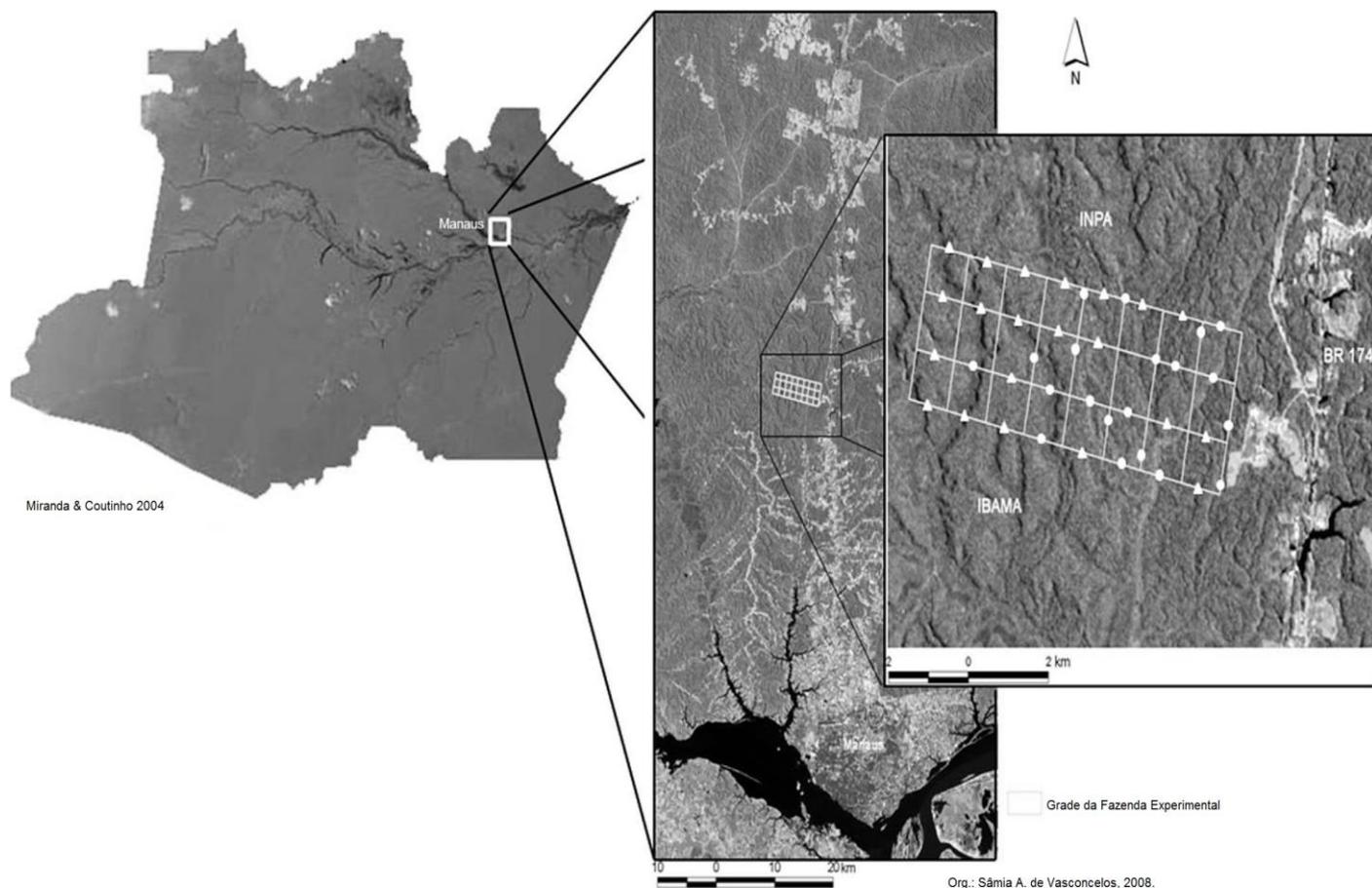


Fig. 1. Imagem do estado do Amazonas e do sistema de parcelas estudado. Círculos representam parcelas ripárias ou aquáticas e triângulos parcelas terrestres. Fonte: Rojas-Ahumada & Menin 2010.

Coleta de dados

Das 41 parcelas existentes no sistema de trilhas, 31 parcelas são uniformemente distribuídas a intervalos de 1 km de distância (parcelas localizadas ao longo das trilhas de orientação Leste-Oeste – fig. 1). As amostragens foram realizadas nestas 31 parcelas e as dimensões utilizadas foram 250 x 4 m, conforme Costa et al. (2008). Nestas parcelas, todos os indivíduos enraizados dentro da parcela, com mais de 1 m de altura (medido pela altura da folha mais alta) foram incluídos no levantamento de dados e identificados. Para os indivíduos multi-caules (que formam touceiras), cada aglomerado de caules foi contado como um único

indivíduo. Os dados foram coletados no período de abril/2010 a fevereiro/2011. A identificação inicial realizada em campo foi feita pelo “*Filde guide to the palms of the Americas*” (Henderson et al. 1995). Amostras de material testemunho foram coletadas e posteriormente confirmadas por comparação com material herborizado no herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e as dúvidas que permaneceram foram pessoalmente esclarecidas com o especialista no grupo Andrew Henderson do New York Botanical Garden. Posteriormente as amostras serão depositadas no acervo do herbário do INPA.

As coordenadas geográficas foram obtidas no início de cada uma das parcelas com um aparelho de GPS (“*Global Position System*”) Modelo Garmim GPSMap 76 Csx. O Datum utilizado foi o WGS84. Os dados referentes às coordenadas geográficas foram coletados pelo Dr. Marcelo Menin. Os dados de altitude foram obtidos do SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*). A espessura da camada da serrapilheira foi medida com ajuda de um bastão graduado em centímetros, em seis pontos a cada 50 metros para cada parcela, posteriormente foi calculada uma média aritmética dos valores coletados. A distância do curso d’água mais próximo foi medida com trena. Os dados referentes à espessura da serrapilheira e distância para o curso d’água mais próximo foram coletados por M. Sc. Diana Patricia Rojas Ahumada (veja apêndice I).

Amostras de solo de 5 cm de espessura foram coletadas em 6 pontos a cada 50 m ao longo de cada parcela. As coletas individuais foram misturadas, originando uma amostra composta por parcela, da qual 500 g foram coletadas e armazenadas em sacos plásticos para análises posteriores. As amostras de solo foram secas e peneiradas em uma peneira de 2 mm. As análises físicas e químicas de solo foram feitas pelo Prof. Dr. Hedinaldo Nelson Lima no Laboratório de Química e Física de Solos da Universidade Federal do Amazonas (veja apêndice I).

A classificação das parcelas quanto ao tipo do ambiente (platô, vertente, baixio e campinarana) foi feita com base nas observações de campo quanto à caracterização fitofisionômica, auxiliadas pelas informações posteriores de características do solo e altitude. Os dados referentes à geomorfologia e padrões de relevo foram obtidos de Maia et al. (2005) (tabela 1 e fig. 2).

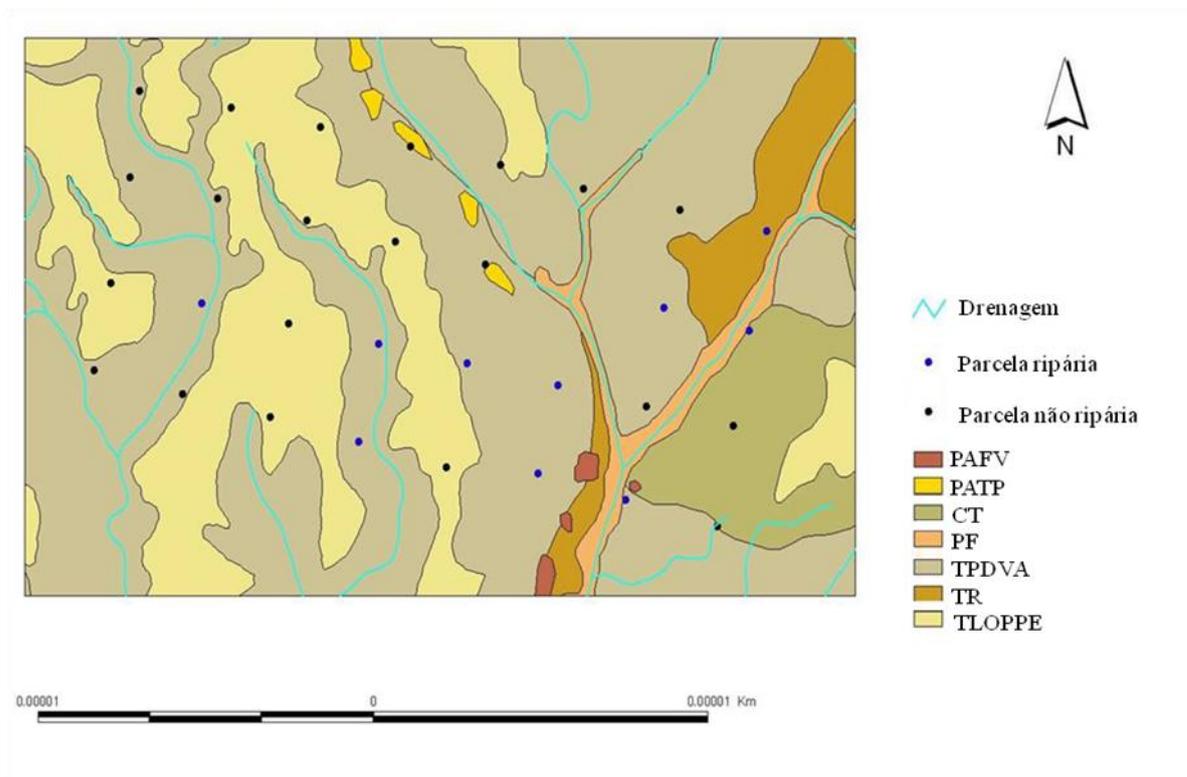


Fig. 2. Imagem da área da Fazenda Experimental da UFAM mostrando padrões de relevo. PAFV: Planos arenosos em fundos de vale, PATP: Planos arenosos em topos de platôs, CT: Colinas tabulares, PF: Planícies fluviais, TPDVA: Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos, TR: Tabuleiros rampeados, TLOPPE: Tosos de platôs e espigões com superfície levemente ondulada. Fonte: Venticinque & Lança 2010.

Análise dos dados

Para reduzir a multidimensionalidade da composição da comunidade de palmeiras, foi usada ordenação do tipo Escalonamento Multidimensional Não-métrico (NMDS), disponível no programa R 2.12.2 (R Development Core Team 2011). Foram feitas quatro ordenações: uma quantitativa incluindo todas as espécies, uma qualitativa também incluindo todas as espécies e outras duas quantitativas utilizando as espécies de dossel e sub-bosque, respectivamente. Para as ordenações quantitativas, matrizes de dissimilaridade foram construídas a partir de dados de abundância (espécies/parcela) usando o índice de Bray-Curtis. Para a ordenação qualitativa, a partir de matrizes de dados de presença/ausência, matrizes de dissimilaridade foram construídas usando o índice de Sorensen. Em todas as ordenações reduziu-se a variação da matriz de dissimilaridade somente para um eixo. Os vetores

resultantes das análises de ordenação foram usados como variáveis dependentes nos modelos de regressão múltipla posteriores.

As variáveis explanatórias disponíveis inicialmente foram: latitude, longitude, altitude, distância para o curso d'água mais próximo, espessura da serrapilheira, pH do solo, acidez potencial (H+Al), conteúdo de argila, teor de fósforo (P), alumínio (Al³⁺), matéria orgânica (M.O.), potássio (K⁺), magnésio (Mg²⁺) e cálcio (Ca²⁺) (apêndice I). Para reduzir o número de variáveis analisadas nos modelos e resolver problemas de multicolinearidade entre as variáveis ambientais e edáficas, realizou-se uma Análise de Componentes Principais (PCA). Nesta PCA utilizou-se a rotação EQUAMAX para equilibrar a quantidade de informação capturada por cada eixo de ordenação e facilitar a interpretação das cargas das variáveis na formação de cada um dos componentes. Pelo resultado da PCA conseguiu-se observar uma separação dessas variáveis entre os eixos. As variáveis mais relacionadas ao eixo 1 foram: pH, P, Al³⁺ e conteúdo de argila, eixo 2: M.O., H+Al e K⁺, eixo 3: Mg²⁺ e Ca²⁺ e eixo 4: altitude e distância para o curso d'água mais próximo (tabela 3). Sempre que a espessura da serrapilheira era incluída na PCA, não era possível a organização dos eixos de acordo com as classes de variáveis. Deste modo, optou-se por usar os valores reais desta variável.

A partir de então, realizaram-se regressões múltiplas entre as variáveis respostas (riqueza, eixos de ordenação para as composições, e abundâncias de 11 espécies) e variáveis explanatórias (latitude e longitude como descritores do espaço, eixos 1, 2 e 3 da PCA como descritores do solo e eixo 4 da PCA e espessura da serrapilheira como descritores de ambiente). Particionou-se a variação do modelo resultante entre as variáveis explanatórias e calculou-se a proporção da variação explicada: 1- pelo espaço (latitude e longitude); 2- pelas características físicas e químicas do solo (eixos 1, 2 e 3); 3- pelas características do ambiente (eixo 4 e espessura da serrapilheira); 4- pela variação compartilhada entre espaço e solo; 5- pela variação compartilhada entre espaço e ambiente; 6- pela variação compartilhada entre solo e ambiente; 7- variação compartilhada entre espaço, solo e ambiente e 8- pela quantidade de variação que permanece não explicada pelo modelo (tabela 2). Estas regressões com partição de variância foram feitas no “software” SAM 4.0 “*Spatial Analysis in Macroecology*” (Rangel et al. 2010).

Tabela 2. Resumo das variáveis usadas nas regressões múltiplas.

Descritores	Variável da regressão	Variável real
Espaço	Latitude	Latitude
	Longitude	Longitude
Solo	Eixo 1	pH
		Fósforo (P)
		Alumínio (Al)
	Eixo 2	Argila
		Matéria orgânica (M.O.)
		Acidez trocável (H ⁺ Al)
Eixo 3	Potássio (K)	
	Magnésio (Mg)	
Ambiente	Eixo 4	Cálcio (Ca)
		Altitude
	Espessura da serrapilheira	Distância para o curso d'água
		Espessura da serrapilheira

Para inferir quais, dentre todas as espécies, são indicadoras de cada um dos ambientes, unidades geomorfológicas e padrões de relevo para a área de estudo, foi utilizada uma análise de espécies indicadora, “*Indicator Species Analysis*” disponível no programa PC-ORD (McCune & Mefford 1999).

Resultados

Variáveis ambientais

Os quatro eixos da PCA explicaram 89,03% da variação conjunta observada para as variáveis, distribuídas da seguinte maneira entre os quatro eixos da PCA, respectivamente: 23%, 28,1%, 18,7% e 19,2% (tabela 3).

Tabela 3. Valores das cargas obtidas na PCA das variáveis predictoras.

Variável	Eixo (1)	Eixo (2)	Eixo (3)	Eixo (4)
PH	-0,885	-0,016	0,013	-0,230
P	-0,707	0,159	0,338	-0,297
Al	0,671	0,639	0,077	0,298
Argila	0,648	0,331	0,011	0,555
M.O.	-0,067	0,910	0,141	0,264
H+Al	0,219	0,909	0,189	0,177
K	-0,005	0,768	0,537	0,245
Mg	-0,129	-0,05	0,934	0,214
Ca	0,024	0,467	0,835	-0,120
Altitude	0,515	0,243	0,078	0,737
Distância do curso d'água	0,205	0,169	0,116	0,902
Valor de explicação de cada eixo	23,008	28,133	18,661	19,229

Valores em negrito são as variáveis que foram utilizadas para interpretar o eixo e que têm as cargas mais fortes no respectivo eixo

Características gerais da comunidade

Foram registradas 36 espécies e 42 entidades botânicas (incluindo variedades e formas tabela 4) totalizando 7221 indivíduos, o que corresponde a 2329 ind./ha. Para as análises subsequentes as variedades e formas foram contadas separadamente e consideradas como entidades botânicas separadas porque, na maioria dos casos, variedades e formas podem apresentar distribuições distintas (Svenning 2001). Do total de espécies, 13 foram as mais abundantes na área amostrada, as quais: *Oenocarpus bataua* Mart., *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer, *Astrocaryum sciophilum* (Miq.) Pulle, *Iriartella setigera* (Mart.) H. Wendl., *Oenocarpus bacaba* Mart., *Geonoma aspidiifolia* Spruce, *Astrocaryum gynacanthum* Mart., *Oenocarpus minor* Mart., *Attalea microcarpa* Mart., *Bactris hirta* Mart. (forma pinada), *Manicaria saccifera* Gaertn., *Syagrus cf. cocoides* Mart. e *Euterpe precatoria* Mart. (ver tabela 4). Destas 11 foram usadas posteriormente para os modelos de abundância, pois *M. Saccifera* e *A. microcarpa*, embora tenham tido número superior a 100 indivíduos, ocorreram em apenas uma e oito parcelas, respectivamente. As espécies mais frequentes, as quais ocorreram em mais de 20 parcelas, foram *Astrocaryum gynacanthum* Mart., *Astrocaryum sciophilum* (Miq.) Pulle, *Geonoma aspidiifolia* Spruce, *Oenocarpus bacaba*

Mart., *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer, *Iriartella setigera* (Mart.) H. Wendl., *Oenocarpus minor* Mart. e *Bactris gastoniana* Barb. Rodr. (ver tabela 4).

Tabela 4. Taxa registrados na área de estudo, nomes populares e respectivos números de indivíduos e número de parcelas em que ocorreram, seguidos da densidade absoluta média.

Espécie	Nome popular	NI	NP	DAM
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	tucumãí	27	4	8,71 ± 25,79
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	mumbaca	296	27	95,48 ± 63,97
<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle	murumuru	863	27	278,39 ± 234,49
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) Wess. Boer	palha-branca	1004	24	323,87 ± 309,75
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	inajá	88	10	28,39 ± 61,00
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	palha-vermelha	271	8	87,42 ± 254,81
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>acanthocarpa</i> Mart.	marajá	64	19	20,65 ± 24,49
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>intermedia</i> A.J. Hend.	marajá	17	5	5,48 ± 14,80
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>triliana</i> (Barb. Rodr.) A.J. Hend.	marajá	4	4	1,29 ± 3,41
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr.	marajá	7	3	2,26 ± 8,05
<i>Bactris balanophora</i> Spruce	marajá	2	1	0,65 ± 3,59
<i>Bactris constanciae</i> Barb. Rodr.	marajá, palmeira rambutan	34	14	10,97 ± 19,21
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr.	marajá	4	1	1,29 ± 7,18
<i>Bactris gastoniana</i> Barb. Rodr.	marajá	98	21	31,61 ± 33,97
<i>Bactris hirta</i> Mart. (forma bífida)	marajá, tucum-mirim	24	9	7,74 ± 15,43
<i>Bactris hirta</i> Mart. (forma pinada)	marajá, tucum-mirim	238	13	76,77 ± 229,96
<i>Bactris killipii</i> Burret	marajá, marajazinho	2	2	0,65 ± 2,50
<i>Bactris maraja</i> Mart. var. <i>maraja</i>	marajá	19	4	6,13 ± 24,18
<i>Bactris maraja</i> var. <i>chaetospata</i> (Mart.) Henderson	marajá	36	6	11,61 ± 38,82
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	marajá, ubimzinho, ubim-mirim	34	15	10,97 ± 22,41
<i>Bactris syagroides</i> Trail	marajá, marajazinho-vermelho	8	4	2,58 ± 8,15
<i>Bactris</i> cf. <i>tefensis</i> A. J. Hend.	marajá	38	3	12,26 ± 62,81
<i>Bactris tomentosa</i> Mart.	marajá	16	6	5,16 ± 14,11
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	jacitara	17	11	5,48 ± 9,61
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	açai-solitário, açai-solteiro	99	17	31,94 ± 49,63
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	ubim	373	27	120,32 ± 146,80
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	ubim	80	20	25,81 ± 31,91
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>chelonura</i> (Spruce) A.J. Hend.	ubim, ubim-do-céu	40	16	12,90 ± 16,16
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>maxima</i> (Poit.) Kunth	ubim, açazinho	20	13	6,45 ± 10,82
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>spixiana</i> (Mart.) A.J. Hend.	ubim, açazinho	15	5	4,84 ± 11,80
<i>Geonoma</i> sp. 1	ubim	1	1	0,32 ± 1,80
<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	ubim, ubim-miúdo	3	2	0,97 ± 3,96
<i>Hyospathe elegans</i> Mart.	ubinrana, falso-ubim	12	6	3,87 ± 10,22
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	paxiubinha, paxiubarana	764	23	246,45 ± 571,06
<i>Manicaria saccifera</i> Gaertn.	bussú	113	1	36,45 ± 202,95
<i>Mauritia flexuosa</i> L. f.	buriti	2	1	0,65 ± 3,59
<i>Mauritiella aculeata</i> (Kunth) Burret	buritirana	40	6	12,90 ± 37,26
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	bacaba	639	26	206,13 ± 305,51
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	patauá	1413	10	455,81 ± 835,77
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	bacabinha	283	23	91,29 ± 137,37
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	paxiúba	8	6	2,58 ± 5,75
<i>Syagrus</i> cf. <i>cocoides</i> Mart.	piririma	105	17	33,87 ± 56,84

NI = número de indivíduos

NP = número de parcelas em que ocorreu

DAM = densidade absoluta média

Padrões de riqueza e composição

A riqueza variou de quatro espécies para a parcela com menor riqueza a 21 espécies para a parcela mais rica e não foi satisfatoriamente explicada por nenhuma das variáveis analisadas. O modelo de regressão para a riqueza não foi significativo e explicou apenas 23% da variação na riqueza (tabela 5).

As ordenações de NMDS quantitativa, qualitativa, dossel e sub-bosque explicaram 76,9%, 83,9%, 60,2% e 70,4%, respectivamente da variação observada nas composições e o “stress” foi de 26,9%, 23,2%, 29,9% e 25,8%, respectivamente.

Todos os modelos gerados para as composições de espécies foram significativos (tabela 5) e as variáveis preditoras significativas foram as mesmas para as composições gerais qualitativa e quantitativa e para a composição de dossel (eixos 1 e 4 da PCA), mas diferiu para a composição de sub-bosque (eixos 1, 2 e 3 da PCA). Na partição de variância a composição de espécies quantitativa, qualitativa e de dossel foi explicada em sua maior parte pelas características do solo e do ambiente, enquanto que a composição de sub-bosque foi principalmente explicada pelo solo (tabela 7). A maioria das espécies ocorreu ao longo de uma porção bem ampla do gradiente de substituição de espécies (fig. 3). E parcelas localizadas em ambientes de platô e vertente tenderam a ser mais similares do que parcelas de baixio e campinarana (fig. 4).

Padrões de abundância

Os padrões de abundância de *A. attaleoides* e *A. sciophilum* foram principalmente explicados pelas variáveis associadas aos eixos 1 e 4 da PCA (tabela 5). Mas a partição de variância foi diferente para as duas espécies, para *A. attaleoides* a variância foi principalmente explicada pelo solo, ambiente, espaço e solo e espaço e ambiente (tabela 7). Já *A. sciophilum* foi principalmente afetada pelo solo e pelo ambiente (tabela 7). *B. hirta* (forma pinada) teve seu padrão de abundância principalmente afetado pela latitude, pelas variáveis associadas aos eixos 2 e 3 da PCA (tabela 5). Na partição de variância o padrão de abundância desta espécie foi principalmente afetado pelo espaço, solo e pela associação entre o espaço e o solo (tabela 7).

Oenocarpus bataua foi influenciada mais pela latitude e pelas variáveis associadas aos eixos 1, 2 e 4 da PCA (tabela 5). A partição de variância para esta espécie mostrou que sua abundância foi mais influenciada pelas variáveis do solo e ambiente separadamente (tabela 8). *I. setigera* esteve relacionada à latitude e às variáveis relacionadas aos eixos 2 e 3 da PCA (tabela 5). Pela partição de variância pode-se perceber que esta espécie foi influenciada principalmente pelas variáveis descritoras de espaço, solo e da associação entre espaço e solo (tabela 8). O padrão de abundância de *Syagrus* cf. *cocoides* foi principalmente explicado pelas variáveis associadas ao eixo 4 da PCA (tabela 5) e a partição de variância indicou que esta espécie foi mais influenciada pelo ambiente e pela associação entre espaço e solo (tabela 8). Os modelos de abundância para as espécies *O. minor*, *G. aspidiifolia*, *A. gynacanthum*, *O. bacaba* e *E. precatória* não foram significativos (tabela 5).

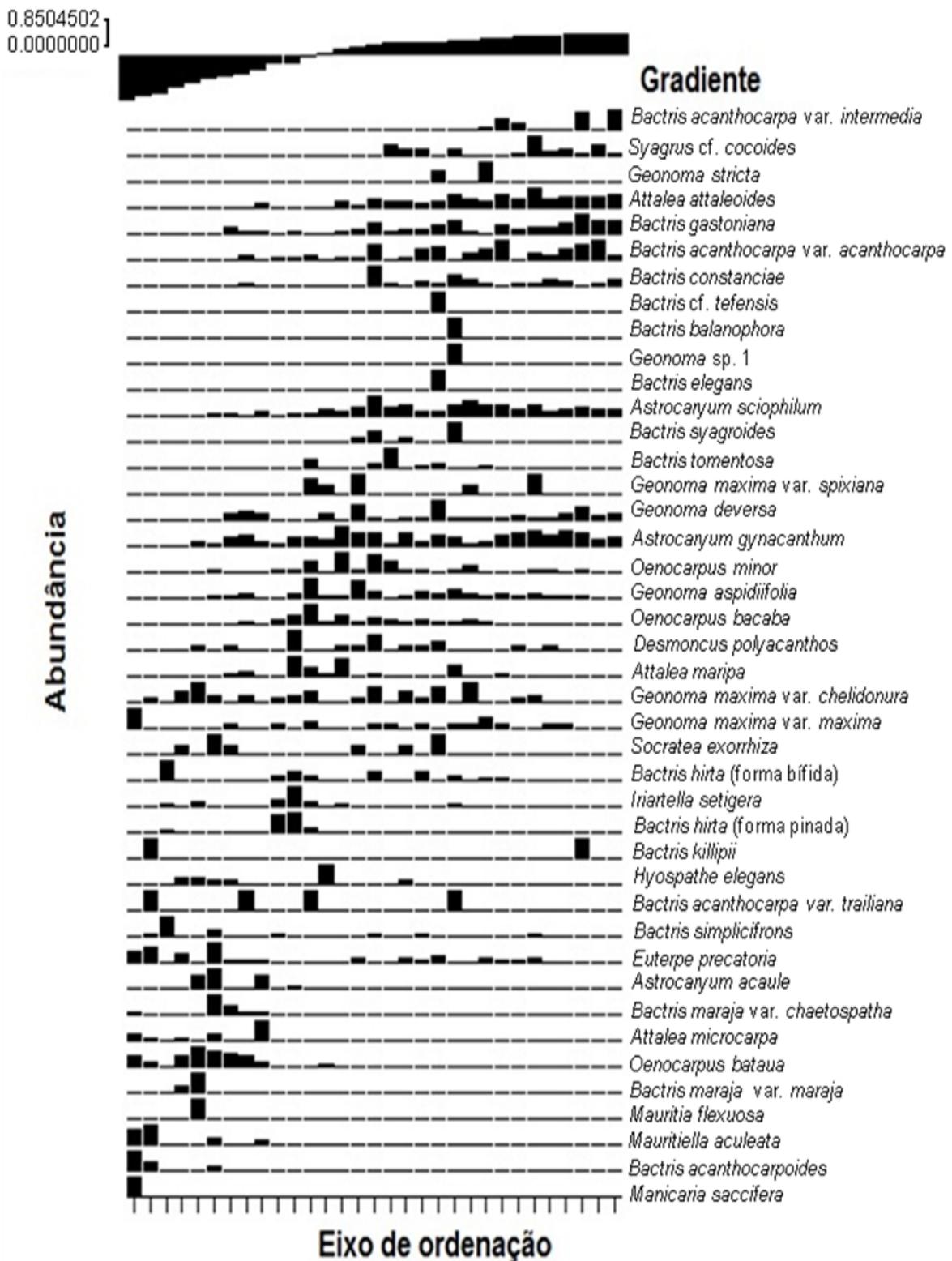


Fig. 3. Gradiente de substituição de espécies de palmeiras na área estudada (ordenação quantitativa incluindo todas as espécies).

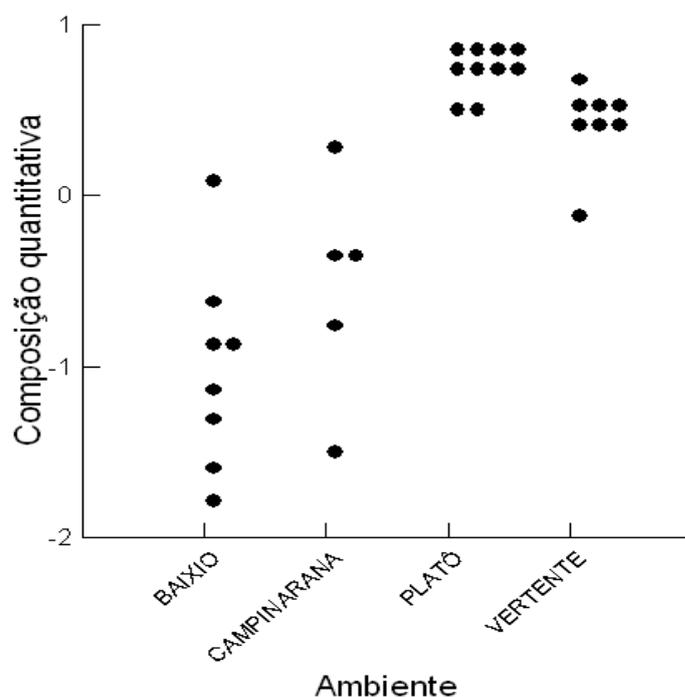


Fig. 4. Composição da comunidade nos diferentes ambientes na área de estudo.

Tabela 5. Resultados das regressões múltiplas (R^2 e coeficientes padronizados).

Variável	Lat	Long	PCA 1	PCA 2	PCA 3	PCA 4	PS	R^2
Riqueza	-0,455	0,078	0,390	-0,252	-0,137	0,046	0,283	0,234
Composição quantitativa	-0,084	0,06	0,793	0,051	-0,11	0,541	0,071	0,843
Composição qualitativa	0,218	-0,042	-0,757	-0,041	0,117	-0,411	-0,018	0,647
Composição dossel	0,07	-0,056	-0,751	-0,134	0,097	-0,588	0,016	0,866
Composição sub-bosque	-0,513	-0,191	0,588	-0,633	-0,424	0,278	0,123	0,555
<i>A. attaleoides</i>	0,119	-0,178	0,460	0,134	0,075	0,560	-0,034	0,768
<i>A. sciophilum</i>	-0,114	-0,180	0,533	-0,128	-0,126	0,337	0,221	0,510
<i>B. hirta</i> (f. pinada)	-0,848	-0,419	-0,095	-0,922	-0,528	0,099	-0,104	0,434
<i>O. minor</i>	-0,190	-0,022	0,379	-0,223	-0,185	-0,110	0,201	0,203
<i>G. aspidiifolia</i>	-0,753	-0,094	0,424	-0,438	-0,373	0,128	0,038	0,332
<i>O. bataua</i>	0,408	0,260	-0,734	0,595	0,156	-0,424	0,080	0,777
<i>I. setigera</i>	-0,873	-0,422	-0,212	-0,854	-0,582	0,121	-0,088	0,488
<i>S. cf. cocoides</i>	-0,154	-0,229	0,290	0,189	0,183	0,511	-0,091	0,589
<i>A. gynacanthum</i>	-0,098	0,238	0,507	0,007	-0,078	0,472	0,076	0,385
<i>O. bacaba</i>	-0,602	-0,157	0,243	-0,680	-0,398	-0,033	-0,058	0,317
<i>E. precatória</i>	0,395	0,200	-0,355	0,294	0,464	-0,282	0,096	0,310

Valores em negrito indicam relações significativas a $p = 0,05$

ES= espessura da serapilheira

Tabela 6. Partição da variância dos modelos de regressão múltipla para riqueza e composições.

Variável	Riqueza	C. quant.	C. qual.	C. dossel	C. sub-bosque
Espaço	0,130	0,009	0,031	0,007	0,086
Solo	0,148	0,543	0,496	0,500	0,453
Ambiente	0,064	0,257	0,146	0,298	0,079
Espaço X Solo	-0,087	0,029	-0,012	0,032	-0,041
Espaço X Ambiente	-0,014	0,004	-0,028	0,008	-0,017
Solo X Ambiente	-0,005	-0,069	-0,032	-0,033	-0,038
Espaço X Solo X Ambiente	-0,002	0,070	0,046	0,054	0,033
Total explicada	0,234	0,843	0,647	0,866	0,555
Não explicada	0,766	0,157	0,353	0,134	0,445

Variáveis em negrito indicam a categoria de variáveis que mais explicaram a variação

C. quant. = composição quantitativa total

C. quali. = composição qualitativa total

C. dossel = composição quantitativa de dossel

C. sub-bosque = composição quantitativa de sub-bosque

Tabela 7. Partição da variância dos modelos de regressão múltipla para as espécies de sub-bosque.

Variável	<i>A. attaleoides</i>	<i>A. sciophilum</i>	<i>B. hirta</i> (f. pinada)	<i>O. minor</i>	<i>G. aspidiifolia</i>
Espaço	0,041	0,012	0,222	0,015	0,239
Solo	0,187	0,246	0,358	0,144	0,253
Ambiente	0,271	0,136	0,017	0,041	0,015
Espaço X Solo	0,131	0,063	-0,147	-0,002	-0,164
Espaço X Ambiente	0,139	0,076	-0,015	0,011	-0,014
Solo X Ambiente	-0,02	-0,059	-0,003	0,008	-0,012
Espaço X Solo X Ambiente	0,019	0,036	0,002	-0,016	0,013
Total explicada	0,768	0,510	0,434	0,201	0,330
Não explicada	0,232	0,490	0,566	0,797	0,668

Variáveis em negrito indicam a categoria de variáveis que mais explicaram a variação

Tabela 8. Partição da variância dos modelos de regressão múltipla para as espécies de dossel e sub-dossel.

Variável	<i>O. bataua</i>	<i>I. setigera</i>	<i>S. cf. cocoides</i>	<i>A. gynacanthum</i>	<i>O. bacaba</i>	<i>E. precatória</i>
Espaço	0,052	0,236	0,020	0,055	0,131	0,048
Solo	0,558	0,381	0,097	0,221	0,232	0,240
Ambiente	0,159	0,018	0,231	0,197	0,004	0,075
Espaço X Solo	0,021	-0,130	0,188	-0,044	-0,071	-0,045
Espaço X Ambiente	-0,014	-0,018	0,046	-0,048	0,023	-0,022
Solo X Ambiente	-0,074	0,005	0,006	-0,047	0,006	-0,013
Espaço X Solo X Ambiente	0,074	-0,005	0,001	0,051	-0,007	0,027
Total explicada	0,776	0,487	0,589	0,385	0,318	0,310
Não explicada	0,223	0,512	0,411	0,615	0,683	0,690

Variáveis em negrito indicam a categoria de variáveis que mais explicaram a variação

Espécies indicadoras

Com relação às espécies indicadoras, as palmeiras foram melhores indicadoras de ambientes do que de unidades geomorfológicas ou padrões de relevo. Do total de espécies amostradas, 19 foram indicadoras de ambiente, nove indicadoras de padrão de relevo e somente cinco de unidade geomorfológica (para mais detalhes veja apêndices II, III e IV).

As espécies indicadoras de ambiente foram *S. cf. cocoides*, *B. gastoniana*, *A. attaleoides* e *B. acanthocarpa* var. *intermedia* como indicadoras de platô; *G. aspidiifolia*, *B. syagroides* e *A. sciophilum* como indicadoras de vertente; *A. microcarpa*, *O. bataua*, *M. aculeata*, *E. precatória*, *H. elegans*, *B. maraja* var. *chaetospata*, *B. maraja* var. *maraja*, *B. acanthocarpoides* e *A. acaule* como indicadoras de baixio e *B. hirta* (forma pinada), *I. setigera* e *A. maripa* como indicadoras de campinarana.

Nenhuma espécie foi indicadora do padrão de relevo “tabuleiros pouco dissecados com vales amplos”; *B. gastoniana*, *S. cocoides*, *A. attaleoides* e *B. acanthocarpa* var. *acanthocarpa* foram indicadoras do padrão de relevo “topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada”; *G. maxima* var. *spixiana* e *G. aspidiifolia* foram indicadoras do padrão de relevo “colinas tabulares” e *B. simplicifrons*, *B. hirta* (forma pinada) e *Bactris hirta* (forma bifida) foram indicadoras do padrão de relevo “planos arenosos em topo de platô”.

As espécies indicadoras de unidade geomorfológica foram *A. attaleoides* para “superfícies tabulares”; *G. maxima* var. *spixiana* e *G. aspidiifolia* para “superfícies colinosas” e finalmente *B. simplicifrons* e *B. hirta* (forma bífida) para “planos arenosos”.

Discussão

Características gerais da comunidade

A densidade absoluta de palmeiras, o número de espécies e táxons registrados neste estudo (2329 ind./ha, 36 espécies e 42 táxons) são semelhantes aos encontrados por Costa et al. (2008) (2358 ind./ha, 38 espécies e 43 táxons) em um trabalho realizado sob os mesmos critérios amostrais na Reserva Florestal Adolfo Ducke (RFAD) a poucos quilômetros de distância desta área de estudo, o que indica padrões semelhantes. Muitas espécies são comuns entre as duas áreas, o que está de acordo com outros trabalhos que colocam que áreas adjacentes na Amazônia podem compartilhar mais de 60% das espécies de palmeiras (Vormisto et al. 2004a).

Entre as oito espécies mais frequentes encontradas neste trabalho, seis estão também entre as mais frequentes na RFAD (*A. gynacanthum*, *A. sciophilum*, *O. bacaba*, *A. attaleoides*, *I. setigera* e *O. minor*). As espécies diferentes para a Fazenda Experimental foram *G. aspidiifolia* e *B. gastoniana* e para a RFAD *Syagrus inajai* e *O. bataua* (Costa et al. 2008).

Padrões de riqueza e composição

Não foi encontrado um modelo significativo para prever a riqueza de palmeiras na área de estudo. Isto se deu porque mesmo em parcelas com características e composições distintas o número de espécies é semelhante.

Cerca de 84% da composição quantitativa de espécies foi explicada pelo pH, P, Al e argila (solo), altitude e distância para o curso d'água (ambiente). A composição qualitativa seguiu o mesmo padrão de resposta, mas o percentual de explicação diminuiu um pouco, cerca de 64%. O pH influencia a capacidade de absorção de nutrientes inorgânicos e muitas

plantas tem uma faixa estreita de tolerância ao pH (Raven et al. 2007). O P faz parte dos compostos energéticos (ATP e ADP), ácidos nucleicos e várias coenzimas, Al é conhecido por sua toxicidade para plantas de um modo geral (Hartwig 2007) e o conteúdo de argila, ou seja, a textura do solo pode determinar as taxas de infiltração, de drenagem e a capacidade do solo em reter água (Sollins 1998). A altitude condiciona uma série de fatores dentro da floresta, deste modo, é perfeitamente compreensível que influencie a composição de espécies e a distância para o curso d'água é uma medida indireta do encharcamento do solo, pois quanto mais próximo dos cursos d'água mais encharcado é o solo. A água é um recurso importante para as plantas de um modo em geral, mas nem todas as espécies são tolerantes ao encharcamento do solo (Lieberman et al.1985).

Quando se analisa separadamente as variáveis que influenciam a composição de espécies de dossel/sub-dossel e sub-bosque, pode-se observar que ambas as composições não respondem de maneira igual às variáveis consideradas, a composição de dossel segue o mesmo padrão descrito acima para a comunidade como um todo, mas a composição de sub-bosque foi mais influenciada pelos eixos 1, 2 e 3 (eixo 1: pH, P, Al e argila; eixo 2: M.O., H^+Al e K e eixo 3: Mg e Ca). Realmente, faz muito sentido pensar que espécies com portes tão diferentes e ocupando estratos diferentes da floresta, com diferentes microclimas, possam ter requerimentos diferentes. A matéria orgânica, embora seja quantificada pela presença de carbono, é um indicativo do quanto de nitrogênio está presente naquele ambiente. O nitrogênio é um elemento envolvido na composição de proteínas, ácidos nucleicos, clorofilas e coenzimas (Raven et al. 2007). A matéria orgânica também está relacionada ao pH, uma vez que atua como um tampão da concentração de prótons disponíveis no solo. O potássio é um elemento importante, pois está envolvido na regulação osmótica, nas trocas gasosas e no metabolismo celular, enquanto que a acidez trocável estabiliza o pH do solo (Raven et al. 2007).

Estes resultados estão de acordo com achados anteriores de que as características químicas (Vormisto et al. 2004b; Andersen 2010) e a textura (Vormisto et al. 2000; Sousa 2007; Costa *et al.* 2008) do solo tem um papel importante na estruturação de comunidades de palmeiras. Embora o teor de cátions do solo seja usualmente empregado como uma medida de fertilidade, concentrações excessivas de nutrientes podem ser tóxicas, além da conhecida toxicidade associada ao alumínio em solos tropicais, o que pode explicar o efeito detectado para este elemento neste estudo.

A espessura da serrapilheira e a distância geográfica não foram variáveis significativas para a composição de espécies, contrastando com o que foi encontrado por Sousa (2007) onde a espessura da serrapilheira influenciou significativamente a composição de espécies. Por outro lado, no que diz respeito à distância geográfica, os resultados concordam com Costa et al. (2008) que não encontraram relação significativa entre a distância geográfica e a composição de espécies. Estes autores ainda reforçam que a distância geográfica (espaço) provavelmente é importante para mudanças na composição de espécies, porém em escalas maiores.

Um grupo de espécies está amplamente distribuída ao longo do gradiente de substituição de espécies (fig. 3). Entretanto também se pode observar que determinadas espécies estão principalmente restritas à extremidade esquerda deste gradiente (*M. saccifera*, *B. acanthocarpoides*, *M. aculeata*, *M. flexuosa*, *B. maraja* var. *maraja*, *O. bataua*, *A. microcarpa*, *B. maraja* var. *chaetospata* e *A. acaule*), enquanto *B. acanthocarpa* var. *intermedia* está restrita ao outro extremo do gradiente. Como grande parte da variação na composição pode ser explicada pela variação edáfica e ambiental, o intervalo ocupado pelas espécies ao longo do gradiente de substituição pode ser tomado como uma indicação da amplitude da tolerância destas espécies à variação edáfica e ambiental.

A maior similaridade de composição de espécies entre parcelas de platô e vertente comparada com a grande variabilidade entre parcelas de baixio e campinarana (fig. 4) pode refletir a maior frequência de perturbações nos baixios, e diferenças topográficas entre as campinaranas. Baixios estão sujeitos à inundação sazonal e até mesmo diárias e dependendo do microrelevo podem estar sujeitos a diferentes regimes de inundação, que por sua vez podem influenciar o estabelecimento e a persistência das plantas. Duas das campinaranas nesta área de estudo estão localizadas no padrão de relevo “planos arenosos em topo de platô” e outras três em “tabuleiros pouco dissecados com vales amplos”, sugerindo que ao menos parte dessa variação está associada à topografia.

Padrões de abundância

Embora o padrão geral da comunidade tenha respondido aos gradientes ambientais considerados, a análise das respostas individuais das espécies mais abundantes revelou que os mesmos fatores tiveram importâncias distintas dependendo da espécie. Isto pode indicar grande especialização de nicho entre as espécies, o que favoreceria a manutenção da diversidade de palmeiras em florestas tropicais (Svenning 2001).

As variáveis utilizadas se mostraram significativas na explicação da abundância de seis das 11 espécies mais abundantes na área de estudo, e foram elas: *A. attaleoides*, *A. sciophilum*, *B. hirta* (forma pinada), *O. bataua*, *I. setigera* e *Syagrus* cf. *cocoides*. Já *O. minor*, *G. aspidiifolia*, *A. gynacanthum*, *O. bacaba* e *E. precatória* não sofreram efeito das variáveis preditoras, indicando que estas não foram limitantes para a abundância destas espécies. É necessário que se investigue outras variáveis como preditoras da abundância destas espécies.

Embora as espécies tenham respondido de maneira diferente às variáveis utilizadas, as características do solo foram importantes de um modo geral, confirmando a importância das características tanto físicas como químicas do solo para a distribuição de palmeiras na Amazônia (Sousa 2007; Costa et al. 2008).

Espécies indicadoras

A detecção de algumas espécies de palmeiras como indicadoras de ambientes confirma o colocado por De Granville (1992) de que palmeiras poderiam ser utilizadas para este fim. Dentre as espécies indicadoras não foram observados gêneros específicos para cada ambiente. *Bactris* ocorre nos quatro ambientes, *Attalea* ocorre em três ambientes diferentes (platô, baixio e campinarana) e *Astrocaryum* ocorre em dois ambientes (vertente e baixio). O restante dos gêneros teve apenas uma espécie como indicadora.

Para o padrão de relevo “tabuleiros pouco dissecados com vales amplos”, o qual foi representado pelo maior número de parcelas, não encontramos espécies indicadoras. Isto pode ser devido à grande variação ambiental dentro deste compartimento tão amplo. As espécies

que apareceram como indicadoras de “topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada”, são descritas na literatura como características de platôs e vertentes (Ribeiro et al. 1999). Para as espécies que aparecem como indicadoras de “colinas tabulares” também são indicadas pela literatura como espécies características de platô (Ribeiro et al. 1999). Para as espécies indicadoras do padrão de relevo “planos arenosos” *B. simplicifrons* realmente é descrita como ocorrente em áreas arenosas (Ribeiro et al. 1999), mas *B. hirta* (formas bífida e pinada) não estão descritas como espécies características de solos arenosos, mas foram observadas em grande abundância nas parcelas localizadas sobre esse padrão de relevo.

As espécies que indicavam padrões de relevo não se mantiveram como indicadoras do compartimento geomorfológico ao qual esse padrão de relevo corresponde, e o número de espécies indicadoras foi bem menor. Esse pequeno número de espécies indicadoras de padrão de relevo e unidade geomorfológica nos sugere que as palmeiras respondem mais a variações sutis e que acabam sendo confundidas dentro das categorias de padrões de relevo e unidades geomorfológicas.

Conclusões

Este trabalho revelou que o número de espécies de palmeiras na Fazenda Experimental da UFAM foi similar ao encontrado na RFAD, quando o levantamento de espécies foi realizado sob os mesmos critérios amostrais, porém com um esforço amostral mais reduzido, tanto em número de parcelas quanto em número de indivíduos amostrados. Mostrou ainda que um conjunto de variáveis presumivelmente influentes sobre a distribuição de palmeiras não pôde prever adequadamente a riqueza de espécies, mas explicou mais de 80% da variação da composição de espécies. As variáveis edáficas mostraram-se particularmente importantes neste caso. A composição de espécies de dossel/sub-dossel e sub-bosque responderam de maneira diferente às variáveis consideradas. Paralelamente, a distribuição das espécies mais abundantes em relação às variáveis ambientais mostrou grande variação interespecífica. Isto reforça sugestões anteriores de que comunidades de palmeiras são bastante responsivas à variação ambiental nesta escala, o que promove a manutenção da diversidade. Esta conclusão também é suportada pelo número razoável de espécies indicadoras de ambientes, compartimentos mais homogêneos, e pelo baixo número de espécies indicadoras em relação às categorias topográficas e geomorfológicas, que são compartimentos mais heterogêneos.

Agradecimentos

Ao Dr. Andrew Henderson pelo auxílio e esclarecimento de dúvidas sobre a identificação das palmeiras (Arecaceae). À M. Sc. Thaise Emilio Lopes de Sousa pelos esclarecimentos sobre o protocolo de amostragem de palmeiras e esclarecimento de dúvidas de um modo em geral. Aos Dr. Hedinaldo Narciso Lima, M. Sc. Diana Patricia Rojas Ahumada e Dr. Marcelo Menin, pelos dados fornecidos. À CAPES e a FAPEAM pelos meses de bolsas concedidas e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo apoio financeiro ao projeto (CNPq - processos 555268/2006-3 e 558318/2009-6 concedidos ao Dr. Marcelo Menin). E pela bolsa de produtividade a Eduardo Venticinque (processo 307997/2009-0).

Referências

- Andersen, K.M., Turner, B.L. & Dalling, J.W. 2010. Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests. *Journal of Biogeography* 37(2): 278-292.
- Balick, M.J. & Beck, H.T. 1990. *Useful palms of the world. A synoptic bibliography*. Columbia University Press. New York, NY, US.
- Brancaleoni, L., Strelin, J. & Gerdol, R. 2003. Relationships between geomorphology and vegetation patterns in subantarctic Andean tundra of Tierra del Fuego. *Polar Biology* 26: 404-410.
- Clark, D.B., Palmer, M.W., Clark, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662-2675.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez, P.V., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E. & Hubbell, S.P. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295: 666-669.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

- Costa, F.R.C., Guillaumet, J-L., 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.
- Cruz, J. 2001. *Caracterização morfológica, fenológica e produtividade de Oenocarpus bacaba Martius (Palmae) em floresta de terra firme e pastagens na Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM, BR.
- De Granville, J.-J. 1992. Life forms and growth strategies of Guianan palms as related to their ecology. *Bulletin de Institut. Français de Études Andines* 21(2): 533-548.
- Hartwig, I., Oliveira, A.C., Carvalho, F.I.F, Bertan, I., Silva, J.A.G., Schmidt, D.A.M., Valério, I.P., Maia, L.C., Fonseca, D.A.R. & Reis, C.E.S. 2007. Mecanismos associados à tolerância ao alumínio em plantas. *Semina: Ciências Agrárias* 28(2):219-228.
- Henderson, A. 2002. *Evolution ecology of palm*. New York Botanical Garden Press, New York, NY, US.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R. 1995. *Filde guide to the palms of the Americas*. Oxford University Press, New York, NY, US.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Kahn, F. & Castro, A. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17: 210-216.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G.S. & Peralta, R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.

- Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Paiva, R.Q., Monteiro, T.F., Souza, L.S. & Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10: 592-600.
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R.C., Luizão, F., Costa, F.R.C., Castilho, C.V. & Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: uma modificação do método de Gentry pra inventários de biodiversidade em sítios para pesquisa ecológica de longa duração. *Biota Neotropica*, 5(2): URL:
<http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?point-ofview+bn01005022005>
- Maia, M.A.M., Dantas, M.E. & Horbe, A.M.C. 2005. Geomorfologia. In: Furlan, L.F., Grosso, F.S.B., Souza, W.M., Silva, H.A.A., Gomes, E.M.S., Braga, C.E.S., Viana, V.M., Rodrigues, O.M., Souza, A.J., Corrêa, S., Silva, S.R.C., Azevedo, G. C., Dantas, A.S.L., Neto, M.B.R., Mendes, J.R., Carvalho, F.P., Silva, A.R.A., Silva, C.R., Armesto, R.C.G., Marques, V.J., Nava, D.B., Oliveira, M.A., Reis, N.J., Moura, U.F., Perdiz, R.S., Bôas, J.M.V., Ferreira, A.L., Silva, F.A.G., Nery, M.A.C., Burgos, F.L., Gomes, J.A., Rodrigues, R., Crestana, S., Souza, A.G.C., Genro, T., Frota, H.O., Milliotti, C.A., Silva, P.B., Nunes, E.P., Simonaio, C.A.A., Madalena, H. & Filho, E.S.F. (eds.). *Zoneamento Ecológico-Econômico do Distrito Agropecuário da Suframa*, pp. 55-110. Governo Federal, Manaus, AM, BR.
- McCune, B. & Mefford, M. J. PC - ORD. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.25*. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, US.
- Montufar, R. & Pintaud, J-C. 2006. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 27-140.
- Moraes, M.R. 1996. Diversity and Distribution of Palms in Bolivia. *Principes* 40(2): 75-85.
- Normand, S., Vormisto, J., Svenning, J.-C., Grández, C. & Balslev, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology* 186: 161-176.

- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>
- Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F & Bini, L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. 2007. *Biologia Vegetal*. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, RJ, BR.
- Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H.P., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.C.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M.R. & Procópio, L.C. 1999. *Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, BR.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111: 376-381.
- Schoch, G.C. & Dethier, M.N. 1996. Scaling up: the statistical linkage between organismal abundance and geomorphology on rocky intertidal shorelines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 201: 37-72.
- Sherratt, T.N & Wikinson, D.M. 2009. *Big questions in ecology and evolution*. Oxford university press, New York, NY, US.
- Shin, N. & Nakamura, F. 2005. Effects of fluvial geomorphology on riparian tree species in Rekifune River, northern Japan. *Plant Ecology* 178:15-28.
- Shuttle Radar Topography Mission: Mission to Map the World*. URL: <http://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79: 23-30.

- Sousa, T.E.L. 2007. *Distribuição de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais no baixo interflúvio Purus-Madeira, Brasil*. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, BR.
- Svenning, J.C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 87: 55-65.
- Svenning, J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review* 67: 1-53.
- Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & Vásquez, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography* 23: 349-359.
- Vormisto, J., Svenning, J.-C., Hall, P. & Balslev, H. 2004a. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in *terra firme* forests in western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577-588.
- Vormisto, J., Tuomisto, H. & Oksanen, J. 2004b. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What the role of topographic variation? *Journal of Vegetation Science* 15: 485-494.

Ferreira, A. P. P.; Araújo, M. G. P.; Venticinque, E. M. *Astrocaryum gynacanthum* Mart e *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer: quem são os vertebrados envolvidos na remoção de seus frutos na Amazônia Central? E como as características estruturais das palmeiras podem influenciar as suas taxas de remoção? Manuscrito formatado para *Journal of Tropical Ecology*.

Astrocaryum gynacanthum Mart e *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer: quem são os vertebrados envolvidos na remoção de seus frutos na Amazônia Central? E como as características estruturais das palmeiras podem influenciar as suas taxas de remoção?

Ana Paula P. Ferreira*, Maria G. P. Araújo* e Eduardo M. Venticinque[†]

* Universidade Federal do Amazonas - Avenida General Rodrigo Octávio Jordão Ramos, 3000, CEP: 69077-000, Coroado I, Manaus, AM, Brasil

[†] Universidade Federal do Rio Grande do Norte - Avenida Capitão-Mor Gouveia, 3005, CEP: 59076-400, Natal, RN, Brasil

Resumo: Os processos de remoção de frutos e sementes podem ser importantes para a manutenção das comunidades vegetais e animais e consequente diversidade das florestas tropicais. Este estudo investigou os vertebrados frugívoros responsáveis pela remoção dos frutos de *Astrocaryum gynacanthum* e *Attalea attaleoides* em uma floresta de terra firme na Amazônia Central, bem como avaliou o efeito de algumas características estruturais das palmeiras individuais (altura, número de folhas e número de frutos) sobre a frequência de visitação dos animais removedores e o efeito destas sobre as taxas de remoção de frutos. Calcularam-se as probabilidades de manipulação dos frutos das palmeiras para cada um dos frugívoros removedores. Utilizou-se armadilhas fotográficas para registrar as espécies de animais removedores. Para *A. gynacanthum* a taxa de remoção primária foi 0% e a taxa de remoção secundária média foi $53,3 \pm 0,29\%$ variando de 0 a 87,1%. Nove espécies de frugívoros foram registradas, as duas mais frequentes foram *Myoprocta acouchy* e *Proechimys* spp., essas duas espécies também foram as que apresentaram maior probabilidade de manipulação. Para *A. attaleoides* a taxa de remoção geral média foi $27,1 \pm 0,35\%$ variando de 0 a 95,4%. Foram registradas 11 espécies de removedores e a mais frequente foi *Guerlinguetus aestuans* (esquilo), também com maior probabilidade de manipulação. Poucas relações significativas foram encontradas entre as características estruturais das palmeiras e as taxas de remoção, provavelmente em função do número reduzido de observações. Ainda assim, os resultados deste trabalho contribuem para a discussão da importância de pequenos roedores como removedores de frutos e sementes de plantas em regiões tropicais.

Palavras-chave: frugivoria, palmeiras, remoção primária, remoção secundária, manipuladores de frutos, armadilhas fotográficas, palha-branca, mumbaca.

INTRODUÇÃO

A dispersão e a predação de frutos e sementes são processos fundamentais para a manutenção da diversidade vegetal e de organismos associados (Bleher & Bohing-Gaese 2001, Herrera 2002, Janzen 1970). Estes dois processos ecológicos afetam o recrutamento de plântulas, a distribuição espacial e a viabilidade das populações e influenciam a estrutura e a dinâmica da vegetação (Bleher & Bohing-Gaese 2001, Herrera 2002, Wang & Smith 2002, Wyatt & Silman 2004). A polpa dos frutos e/ou o endosperma das sementes são fontes energéticas primárias para muitas espécies animais (Galetti *et al.* 2003). Por outro lado esses animais podem deslocar as sementes de próximo da planta mãe através de suas ações como: regurgitar, defecar, cuspir, esconder ou simplesmente derrubar os frutos para longe da planta parental. Isto é importante porque, teoricamente, quanto maior a densidade e a proximidade da planta mãe, maiores as chances de mortalidade (Janzen 1970). Deste modo o processo de dispersão representa a ligação entre a última fase reprodutiva da planta e a primeira fase do recrutamento da população (Wang & Smith 2002).

As interações planta-animal são preponderantes nos trópicos, uma vez que a biomassa animal destas comunidades pode ser composta em até 80% por vertebrados frugívoros (Gautier-Hion *et al.* 1985, Janson & Emmons 1990), e 87 a 90% das espécies arbóreas de florestas tropicais úmidas são dispersas por animais *i.e.* zoocoria (Peres & Roosmalen 2002). Dentre os principais grupos animais envolvidos na remoção de frutos e sementes, estão aves (Carlo *et al.* 2003), morcegos (Korine *et al.* 2000), roedores (Brewer & Rajmánek 1999, Pimentel & Tabareli 2004, Silva & Tabarelli 2001), antas (Fragoso 1997, Fragoso *et al.* 2003, Quiroga-Castro & Roldán 2001), queixadas (Keuroghlian & Eaton 2009) e primatas (Andresen 2002, Link & Di Fiore 2006).

Estudos sugerem que as comunidades de frugívoros tropicais atuam como mediadoras da relação entre caracteres vegetais intraespecíficos e os padrões de remoção de frutos, com potenciais efeitos sobre a dispersão e o recrutamento. Russo (2003) documentou que os diferentes grupos frugívoros podem ter efeitos distintos sobre a remoção de sementes, bem como responder a diferentes caracteres das plantas individuais; Fadini *et al.* (2009) encontram relações entre a comunidade de aves frugívoras e as taxas de remoção de sementes e recrutamento de plântulas e finalmente, Silman *et al.* (2003) inferiram que a ausência de um único removedor de sementes pode causar grandes impactos demográficos sobre a população de *Astrocaryum murumuru*.

Por outro lado, as plantas podem apresentar grande variação em caracteres estruturais intraespecíficos, os quais podem influenciar suas funções ecológicas. Por exemplo, Denslow & Moermond (1982) observaram que a localização da infrutescência na planta pode afetar a remoção de frutos, tanto por aves quanto por roedores e Jansen *et al.* (2002, 2004) relataram que animais enterradores tendem a dispersar sementes maiores e mais pesadas a distâncias maiores (mas veja Brewer 2001). Acredita-se que a variação na produtividade de frutos dentro de uma população seja parcialmente determinada pelo tamanho da planta (Nathan & Muller-Landau 2000). Além disto, existem evidências de que a densidade de frutos e sementes em plantas individuais pode afetar sua atratividade por animais frugívoros e conseqüentemente as taxas de remoção (Blendinger *et al.* 2008, Gryj & Domínguez 1996, Laska & Stiles 1994, Murray 1987, Romo *et al.* 2004, Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo 1998).

Uma família de plantas que se destaca por suas relações com animais frugívoros, bem como por sua abundância e diversidade nos trópicos, é a das palmeiras (Arecaceae). Acredita-se que a maioria das espécies de palmeiras mantenha populações de frugívoros durante a estação de escassez de frutos devido à assincronia de frutificação, sendo consideradas por alguns autores como espécies-chave para as comunidades de frugívoros (Peres 2000, Spironello 1991, Terborgh 1986). Isto porque, possuem frutificação assincrônica, frutos ricos em lipídeos e/ou carboidratos (Henderson 2002, Zona & Henderson 1989) e disponibilizam tanto o mesocarpo (polpa) quanto o endosperma como recursos alimentares (Henderson 2002).

A intrincada interdependência entre palmeiras e vertebrados frugívoros, combinada à grande variação observada em caracteres estruturais deste grupo, sugere que esta família é igualmente suscetível a efeitos identificados em outros sistemas planta-animal, tanto em nível interespecífico quanto intraespecífico. Alguns autores já registraram animais que predam e/ou dispersam frutos de palmeiras, e descobriram que há uma grande variedade de grupos incluindo insetos, aves, peixes, répteis e mamíferos (Fragoso 1997, 2005, Fragoso & Huffman 2000, Galetti & Aleixo 1998, Galetti *et al.* 1999, Smythe 1986, Terborgh 1986, Zona & Henderson 1989). Paralelamente, sabe-se que palmeiras também variam grandemente em alguns caracteres individuais, como a altura do estipe, e.g. *Astrocaryum gynacanthum* 2-12 m; *Attalea maripa* 3,5-24 m; *Oenocarpus minor* 2-8 m (Henderson 1995); a produtividade e o peso dos frutos (Araújo 2005, Lorenzi *et al.* 2004, Miranda & Rabelo 2006, 2008). Assim, espera-se que palmeiras também estejam sujeitas a diferentes padrões de remoção dependendo

da interação entre suas características estruturais e os comportamentos de forrageio de seus removedores.

Deste modo este trabalho objetivou: (1) Estimar a densidade populacional de *A. attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer e *A. gynacanthum* Mart.; (2) Identificar as espécies de vertebrados frugívoros envolvidos no processo de remoção de frutos destas mesmas espécies; (3) Avaliar as taxas de remoção primária e secundária de *A. gynacanthum* e a taxa de remoção geral de *A. attaleoides* (4) Avaliar o efeito do número de frutos produzidos, do número de folhas e das alturas das palmeiras individuais sobre as frequências de visitas de removedores mais frequentes e avaliar o efeito da frequência de visitação destes removedores sobre as taxas de remoção. (5) Estimar a probabilidade de manipulação de frutos de cada uma das duas espécies de palmeira por frugívoros removedores; (6) Registrar os horários de atividade das espécies manipuladoras nas duas espécies de palmeiras em frutificação.

MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas (2° 38' S; 60° 3' W; altitude 50 – 126 m), com área total de aproximadamente 3000 hectares, situada no km 38 da rodovia BR-174, Manaus/AM, Brasil (Figura 1).

Está área compreende além de construções e áreas de plantio, uma área verde com floresta de terra firme sobre platôs, vertentes e baixios, e ainda campinaranas e floresta secundária. Por fazer limite com outras reservas, que pertencem ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) e Instituto de Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) a vegetação da Fazenda Experimental faz parte de um grande *continuum* (Cruz 2001).

Dados de uma área próxima (Reserva do Cuieiras – 2° 35' 21.08" S, 60°06' 53.63" W) indicam que a média da temperatura mensal do ar varia de 24,1°C a 27,1°C. A precipitação anual total é de 2200 mm, com uma estação relativamente seca de julho a setembro (precipitação < 100 mm). A média da umidade relativa diária varia de 75%, no mês mais seco (agosto), a 95%, durante o pico de chuvas em abril (Luizão *et al.* 2004).

Na área foi instalado recentemente um sistema de trilhas do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) o que facilita o acesso à área e às amostragens e este sistema conta com uma grade de 24 km², sendo 59 km de trilhas e 41 parcelas instaladas (21 são terrestres e 20 são ripárias - figura 1) posicionadas seguindo a curva de nível do terreno (Magnusson *et al.* 2005).

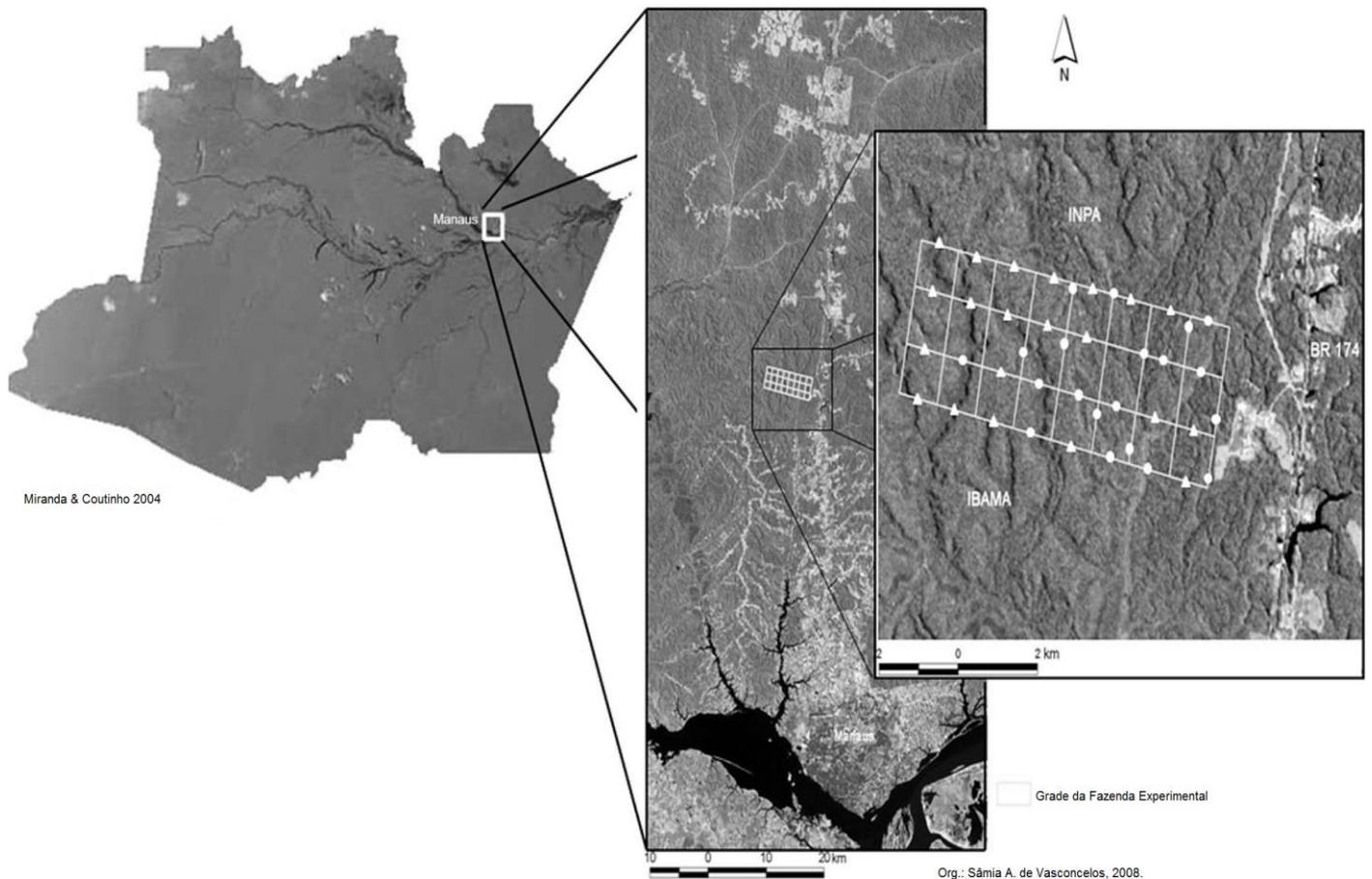


Figura 1. Imagem da área da Fazenda Experimental da UFAM. Círculos representam parcelas ripárias ou aquáticas e triângulos parcelas terrestres. Fonte: Rojas-Ahumada & Menin, 2010

Espécies estudadas

Astrocaryum gynacanthum Mart (figura 2A e 2B) é conhecida popularmente como mumbaca ou marajá-açu no Brasil, coco de puerco na Colômbia, ti-warra na Guiana Francesa e cubarro na Venezuela. No Brasil ocorre no Amapá, Amazonas, Maranhão, Pará e Rondônia.

Distribuindo-se também até a Colômbia, Venezuela, Guianas e Bolívia (Henderson 1995, Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004, Miranda & Rabelo 2006, 2008, Ribeiro *et al.* 1999).

Tem caule cespitoso ocasionalmente solitário, podendo atingir de 2-12 m de altura e de 3-10 cm de diâmetro, apresenta espinhos nos entrenós do estipe (negros e achatados de até 12 cm de comprimento), bainha, pecíolo, raque (negros achatados de até 14 cm de comprimento, tendendo ao agrupamento), pedúnculo e espata.

Suas folhas são pinadas, planas, em número de 6-13, as pinas são lineares, em número de 21-40 de cada lado da raque, regularmente distribuídas e dispostas num mesmo plano.

As inflorescências são interfolares e pêndulas e as infrutescências (figura 2C) tem frutos densamente agrupados de coloração alaranjada, e formato variável entre elipsóide, ovóide e obovóide medindo de 1,2 a 1,8 cm de diâmetro e 2,5 a 3,5 cm de comprimento, o epicarpo é liso, quando maduro se abre expondo o mesocarpo o mesocarpo (polpa) amiláceo e o endocarpo duro e lenhoso, cada planta produz em média dois cachos (infrutescências) por período reprodutivo e cada cacho tem em média 73 frutos, que apresentam uma semente, com dormência 1-2 anos.

Como usos dessa espécie pode-se citar a queima da gema para obtenção de sal, comumente feita pelos indígenas, o mesocarpo que é comestível, o endosperma fornece óleo e a madeira é muito resistente e utilizada na confecção de utensílios diversos (Henderson 1995, Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004, Miranda & Rabelo 2006, 2008, Ribeiro *et al.* 1999).

Depois da publicação de Zona & Henderson (1989), Scott Zona, mantém um banco de dados (<http://www.virtualherbarium.org/palms/psdispersal.html>) sobre trabalhos que geraram informações sobre interações entre palmeiras e animais frugívoros, ao redor do mundo, entre as informações disponíveis para o gênero *Astrocaryum* pode-se observar que os principais grupos que consomem frutos das espécies deste gênero estão aves e mamíferos, mas as espécies de frugívoros variam muito entre as espécies estudadas, sem um padrão geral para o gênero.

Attalea attaleoides (Barb. Rodr.) Wess. Boer (figura 3A e 3B) popularmente é conhecida por vários nomes como: palha-branca, palha vermelha, coco-palha-preta, palhera, palhera-branca no Brasil e macoupi blanc na Guiana Francesa.

Distribuí-se ao longo dos estados do Amapá, Pará e Amazonas chegando até a Guiana Francesa e Suriname. Suas folhas são usadas na cobertura de casas rústicas e também tem

potencial para uso no paisagismo em geral (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004, Miranda e Rabelo 2006, 2008, Ribeiro *et al.* 1999).

Apresenta caule solitário, subterrâneo ou aéreo curto e não tem espinhos. As folhas desta espécie são pinadas, eretas e em número de 8-11, arranjadas de tal maneira que lembram um funil no interior do qual se acumulam folhas e outros resíduos vegetais, formando um microambiente que pode ser colonizado por uma série de organismos. As pinas são pectinadas, em número de 75-110 de cada lado, distribuídas regularmente e no mesmo plano.

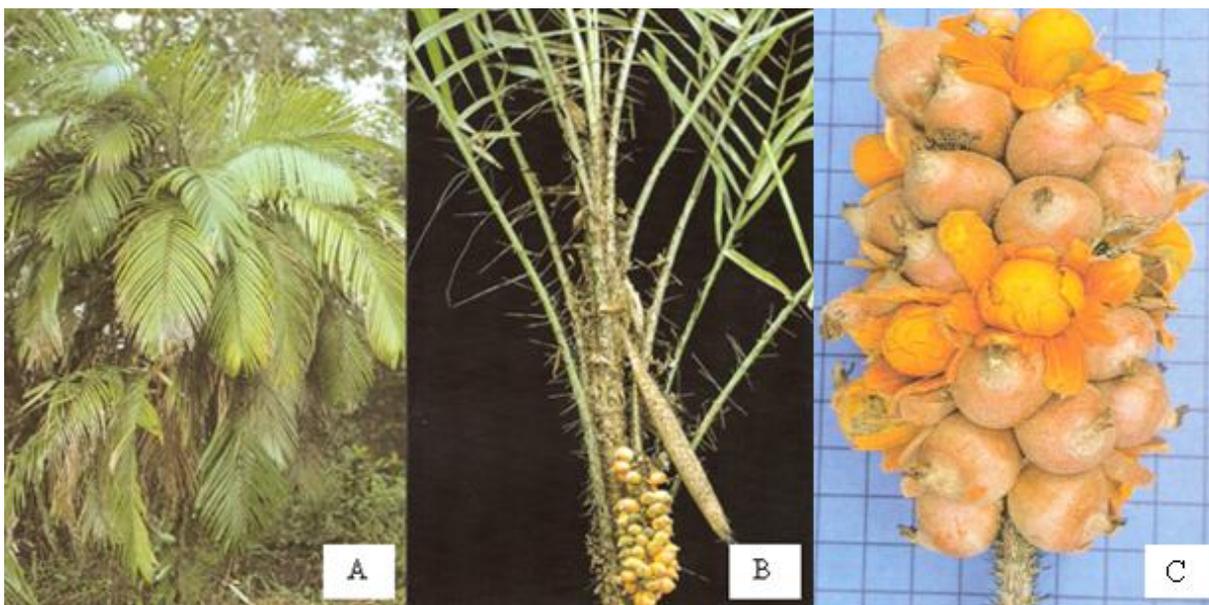


Figura 2. A - Indivíduo adulto de *Astrocaryum gynacanthum*. B – Vista em detalhe. C – Infrutescência. Fonte: Lorenzi *et al.* 2004.

As inflorescências são interfoliárias, emergindo ao nível do solo. Cada infrutescência produz em média 138 frutos. Os frutos (figura 3C) têm coloração de castanha a marrom e o formato pode variar entre oblongo e ovóide com ápice pronunciado, podem medir de 2,0-2,5 cm de diâmetro e 4,5-5,5 cm de comprimento e pesar de 4,7 a 24,7 gramas, seu pericarpo é liso e fibroso, o mesocarpo é seco, fibroso e odorífero, e o endocarpo lenhoso com 1 a 3 sementes (Araújo 2005).

Assim como o observado para *Astrocaryum*, os frutos das espécies de *Attalea* são principalmente removidos por aves e mamíferos, mas as espécies de removedores também variam muito entre as espécies de *Attalea*, não sendo possível até o momento estabelecer padrões para o gênero como um todo.

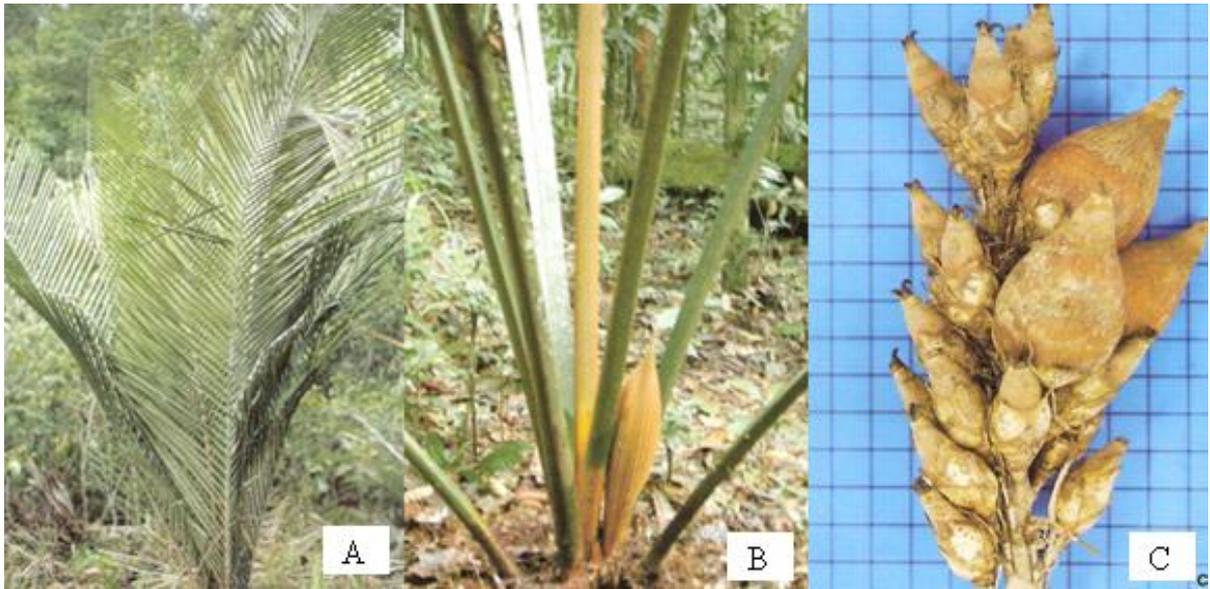


Figura 3. A - Indivíduo adulto de *Attalea attaleoides* B - Vista em detalhe. C - Infrutescência. Fonte: Lorenzi *et al.* 2004.

Parcelas para estimativa de densidade das espécies.

Das 41 parcelas existentes no sistema de trilhas foram amostradas as 31 parcelas uniformemente distribuídas, as dimensões utilizadas foram 250 x 4 m conforme Costa *et al.* (2008), nestas parcelas os indivíduos com mais de 1 m de altura (medido pela altura da folha mais alta) das espécies estudadas foram quantificados para estimar o número de indivíduos de *A. gynacanthum* e *A. attaleoides* por área (densidade).

Monitoramento dos indivíduos em frutificação e armadilhamento fotográfico

Durante quatro excursões de campo (maio a dezembro de 2010) o sistema de trilhas e parcelas do sistema de amostragem foi percorrido integralmente (59 km de trilhas e 31 parcelas) em busca de indivíduos de *A. attaleoides* e *A. gynacanthum* com frutos em estágio inicial de maturação. Os indivíduos de ambas as espécies encontrados (seis indivíduos para *A. gynacanthum* e 14 indivíduos para *A. attaleoides*) nestas condições foram marcados, a altura em metros foi medida com o auxílio de uma trena, e o número de frutos por infrutescência foi contado. Para tentar garantir a independência das amostras os indivíduos amostrados estavam distanciados por no mínimo 100 m.

Para a identificação dos grupos animais removedores e a quantificação das taxas de remoção primária e secundária foram utilizadas armadilhas fotográficas da marca “Cuddeback®”, modelo “Capture®” nos mesmos indivíduos marcados. Duas câmeras foram utilizadas por indivíduo para a espécie alta (*A. gynacanthum*) uma registrando os removedores primários, que removem os frutos da infrutescência, e outra focada para o local no solo onde provavelmente os frutos cairiam e uma câmera apenas para a espécie que frutifica no chão (*A. attaleoides*), pois esta registrou tanto a remoção primária quanto secundária. As câmeras permaneceram no mesmo indivíduo por um período de 15 dias. Os indivíduos marcados foram revisitados a cada cinco dias para nova contagem dos frutos e verificação das armadilhas fotográficas.

Neste estudo o termo remoção primária refere-se aos frutos removidos diretamente das infrutescências, enquanto que o termo remoção secundária refere-se aos frutos removidos após a queda dos mesmos das infrutescências (do chão).

A identificação dos frugívoros removedores registrados foi feita por meio de consulta à literatura e sempre que surgiram dúvidas especialistas foram consultados. Para as espécies dos gêneros *Proechimys* e *Philander* que são de difícil identificação, optou-se por usar *Proechimys* spp. e *Philander* spp.

Análise dos dados

Para *A. gynacanthum* foi possível determinar se o evento de remoção foi primário ou secundário e a taxa de remoção primária para cada indivíduo foi calculada da seguinte maneira:

$$\text{TRP} = (\text{NFRP} / \text{NFP}) \times 100.$$

Onde:

TRP = taxa de remoção primária;

NFRP = número de frutos removidos primariamente;

NFP = número de frutos produzidos.

Ou seja, proporção de frutos removidos diretamente das infrutescências durante o período de monitoramento.

A taxa de remoção secundária para cada indivíduo foi calculada assim:

$$\text{TRS} = (\text{NFRS} / \text{NFP}) \times 100.$$

Onde:

TRS = taxa de remoção secundária;

NFRS = número de frutos removidos secundariamente;

NFP = número de frutos produzidos.

Ou seja, proporção de frutos removidos após o desprendimento destes das infrutescências durante o período de monitoramento.

Para *A. attaleoides*, não foi possível a determinação exata de quais frutos foram removidos primariamente e quais frutos foram removidos secundariamente. Deste modo foi calculada uma taxa de remoção geral.

$$\text{TRG} = (\text{NFR} / \text{NFP}) \times 100.$$

Onde:

TRG = taxa de remoção geral;

NFR = número de frutos removidos;

NFP = número de frutos produzidos.

Através de regressões simples, foram avaliadas possíveis associações entre os seguintes pares de variáveis:

1. Altura das palmeiras individuais e número de frutos produzidos;
2. Número de folhas e número de frutos produzidos;
3. Número de frutos produzidos sobre a frequência de visitas das espécies de frugívoros removedores mais registrados;
4. Frequência desses removedores sobre as taxas de remoção (TRS para *A. gynacanthum* e TRG para *A. attaleoides*). Os dados referentes à frequência de visitas de *Gerlinguetus aestuans* foram transformados em logaritmo natural (Ln) para corrigir problemas de falta de linearidade. Na regressão entre a frequência de visitas de *G. aestuans* e a taxa de remoção geral de *A. attaleoides*, dois indivíduos foram removidos da análise por não apresentarem nenhuma visita e terem apresentado taxa de remoção igual a zero.

A estimativa da probabilidade de manipulação das espécies de palmeira por animais manipuladores de frutos foi realizada utilizando-se o programa PRESENCE 3.1 (Hines 2006).

Para analisar os horários de visitação de cada espécie de frugívoro, retiraram-se todos os horários dos registros fotográficos para uma análise descritiva. Todas as regressões e gráficos foram realizadas no SYSTAT 12 (Wilkinson 2007).

RESULTADOS

Astrocaryum gynacanthum

A densidade média de *A. gynacanthum* por hectare (ha) foi $95,48 \pm 63,97$ indivíduos/ha (intervalo de 0 a 240 indivíduos/ha). O número médio de frutos foi $50 \pm 25,17$ frutos (intervalo de 24 a 90 frutos). Para *A. gynacanthum* ($n = 6$) não houve remoção primária, logo a taxa de remoção primária foi 0,0%, já a taxa de remoção secundária teve média de $53,3 \pm 0,29\%$ (intervalo de 0 a 87,1%).

Foram registradas nove espécies de vertebrados frugívoros visitando esta espécie, são elas: *Dasyprocta leporina* L. (8 visitas), *Dasyprocta* sp. L. (1), *Didelphis marsupialis* L. (3), *Metachirus nudicaudatus* Desmarest (2), *Momotus momota* L. (1), *Myoprocta acouchy* Erxleben (54), *Philander* spp. Brisson (2), *Proechimys* spp. J.A. Allen (44), *Guerlinguetus aestuans* L. (5) (veja apêndice V). É importante ressaltar que nem todos os indivíduos fotografados podem ser considerados removedores de sementes, pois alguns poderiam apenas estar passando próximo à palmeira.

Não foi observada relação significativa entre a altura dos indivíduos e o número de frutos produzidos ($r^2 = 0,017$, $p = 0,807$), entre o número de folhas e número de frutos produzidos ($r^2 = 0,265$, $p = 0,296$), entre o número de frutos produzidos e a frequência de visitas de *Myoprocta acouchy* ($r^2 = 0,593$, $p = 0,073$) e *Proechimys* spp. ($r^2 = 0,073$, $p = 0,603$) (visitantes mais frequentes nesta palmeira), nem entre a frequência de visitas de *Myoprocta acouchy* ($r^2 = 0,138$, $p = 0,469$) e *Proechimys* spp. ($r^2 = 0,029$, $p = 0,749$) e a taxa de remoção secundária.

Os removedores que tiveram as maiores probabilidades de manipulação foram *Proechimys* spp. e *Myoprocta acouchy*, com $0,849 \pm 0,156$ e $0,856 \pm 0,158$ respectivamente (para mais detalhes veja a tabela 1). E esses mesmos removedores não sobrepõem os seus horários de visitação, ou seja, um explora os frutos de dia e outro durante a noite (figura 4A).

O pico de visitação por *M. acouchy* foi o início da manhã (entre 06:00 e 08:00 horas), embora essa espécie possa fazer visitas ao longo do dia todo. Já o pico de visitação de *Proechimys* spp. foi durante a madrugada (entre 03:00 e 04:00 da manhã), mas foram registradas visitas ao longo de toda a noite.

As outras espécies registradas visitando as palmeiras de *A. gynacanthum* (exceto as que apareceram menos de duas vezes) também não apresentaram sobreposição nos horários de visitação entre si, embora tenham uma pequena sobreposição com as duas espécies mais frequentes (figura 4B).

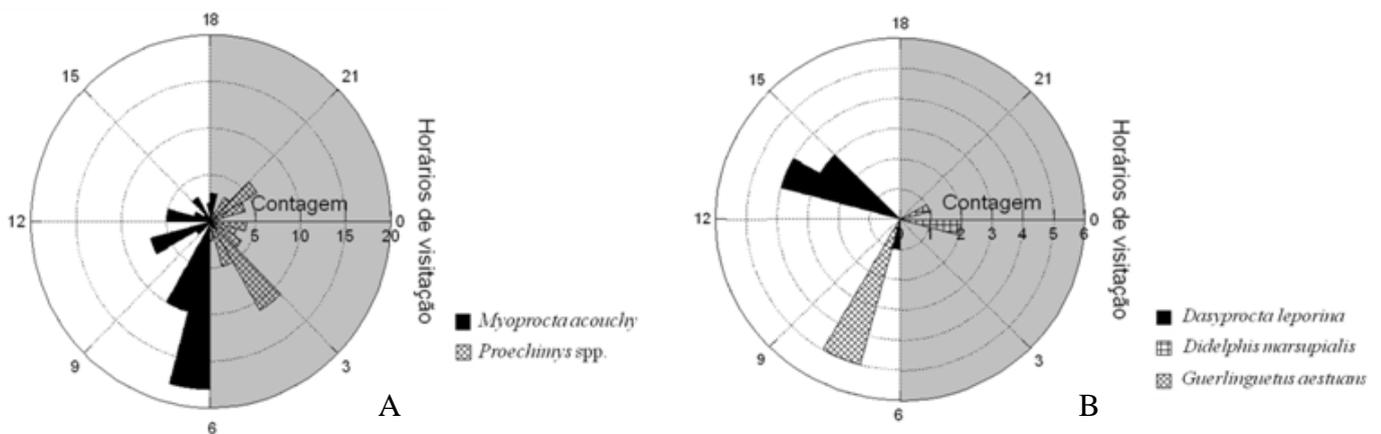


Figura 4. A - Horários de visitação de *Myoprocta acouchy* e *Proechimys* spp em *A. gynacanthum*. B - Horários de visitação de *Dasyprocta leporina*, *Didelphis marsupialis* e *Guerlinguetus aestuans* em *A. gynacanthum*. A área cinza das figuras representam a noite e a branca o dia.

Attalea attaleoides

A densidade média de *A. attaleoides* por hectare (ha) foi $323,87 \pm 309,74$ indivíduos/ha (intervalo de 0 a 1150 indivíduos/ha). O número médio de frutos produzidos foi $96,14 \pm 24,5$ frutos (intervalo de 63 a 132 frutos). Para *A. attaleoides* (n = 14) a taxa de remoção geral teve média de $27,1 \pm 0,35\%$ (intervalo de 0 a 95,4%).

Foram registradas 11 espécies de vertebrados frugívoros visitando esta espécie, são elas: *Dasyprocta leporina* L. (1), *Dasyprocta novemcinctus* L. (1), *Didelphis marsupialis* L. (4), *Echimyus chrysurus* Zimmermann (1), *Metachirus nudicaudatus* Desmarest (6), *Myoprocta*

acouchy Erxleben (5), *Penelope marail* Statius Muller, (1), *Philander* spp. Brisson (2), *Proechimys* spp. J.A. Allen (15), *Psophia crepitans* L. (1), *Guerlinguetus aestuans* L. (359) (veja apêndice VI).

Não foi observada relação significativa entre a altura das plantas e o número de frutos ($r^2 = 0,000$, $p = 0,981$), mas foi observada uma relação significativa entre o número de folhas e o número de frutos produzidos ($r^2 = 0,419$, $p = 0,012$) (figura 5A). Não foi observada relação significativa entre o número de frutos produzidos e a frequência de visitas de *Guerlinguetus aestuans* ($r^2 = 0,115$, $p = 0,235$), mas foi registrada relação significativa entre a frequência de visitas de *G. aestuans* (transformada em logaritmo natural) e a taxa de remoção geral ($r^2 = 0,765$, $p = 0,000$) (figura 5B).

A espécie com maior probabilidade de ocorrência foi *Gerlinguetus aestuans*, com uma probabilidade maior que 90% ($0,963 \pm 0,122$), seguida por *Proechimys* spp. que tem uma probabilidade muito menor ($0,152 \pm 0,100$) (tabela 1).

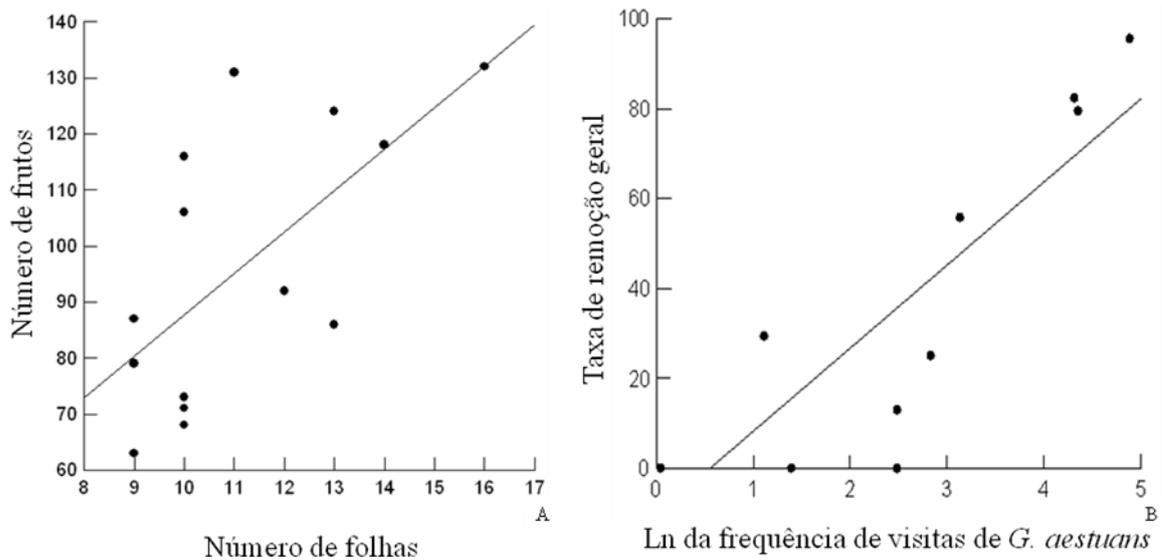


Figura 5. A – Relação entre o número de folhas sobre o número de frutos produzidos de *A. attaleoides*. B – Relação entre a frequência de visitas de *Guerlinguetus aestuans* sobre a taxa de remoção geral.

Tabela 1. Probabilidades de manipulação de cada uma das espécies removedoras para as duas espécies de palmeiras deste estudo.

Espécie	<i>A. attaleoides</i>			<i>A. gynacanthum</i>		
	Psi	Ni	Nr	Psi	Ni	Nr
<i>Dasyprocta leporina</i>	0,071	1	1	0,195±0,187	1	8
<i>Didelphis marsupialis</i>	0,214	3	4	0,195±0,187	1	3
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,214	3	6	0,333	2	2
<i>Myoprocta acouchy</i>	0,286	4	5	0,856±0,158	5	54
<i>Philander spp.</i>	0,084±0,084	1	2	0,333	2	2
<i>Proechimys spp.</i>	0,152±0,100	2	15	0,849±0,156	5	44
<i>Guerlinguetus aestuans</i>	0,963±0,122	12	360	0,166	1	5
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0,071	1	1	***	***	***
<i>Echimyus chrysurus</i>	0,071	1	1	***	***	***
<i>Psophia crepitans</i>	0,071	1	1	***	***	***
<i>Penelope marail</i>	0,071	1	1	***	***	***
<i>Dasypus sp.</i>	***	***	***	0,166	1	1
<i>Momotus momota</i>	***	***	***	0,166	1	1

Psi = probabilidade de ocorrência

As estimativas de Psi que não tiveram uma solução satisfatória foram substituídas pela estimativa "Naive". Nesses casos não é calculado o erro padrão

Ni= número de indivíduos de plantas visitadas

Nr= número de registros da espécie em questão

*** = espécie não registrada

Essas duas espécies também não sobrepõem o horário de visitação, *Guerlinguetus aestuans* visita as palmeiras durante o dia, com o pico de visitação entre 11:00 e 12:00 mas também fazendo visitas ao longo de todo o dia e *Proechimys sp.* visita-as durante a noite, mas com uma frequência muito menor que *G. aestuans* (figura 6A). As outras espécies registradas visitando *A. attaleoides* (exceto as que apareceram menos de duas vezes) também não apresentaram sobreposição nos horários de visitação entre si e apresentam uma pequena sobreposição com as espécies mais frequentes (figura 6B).

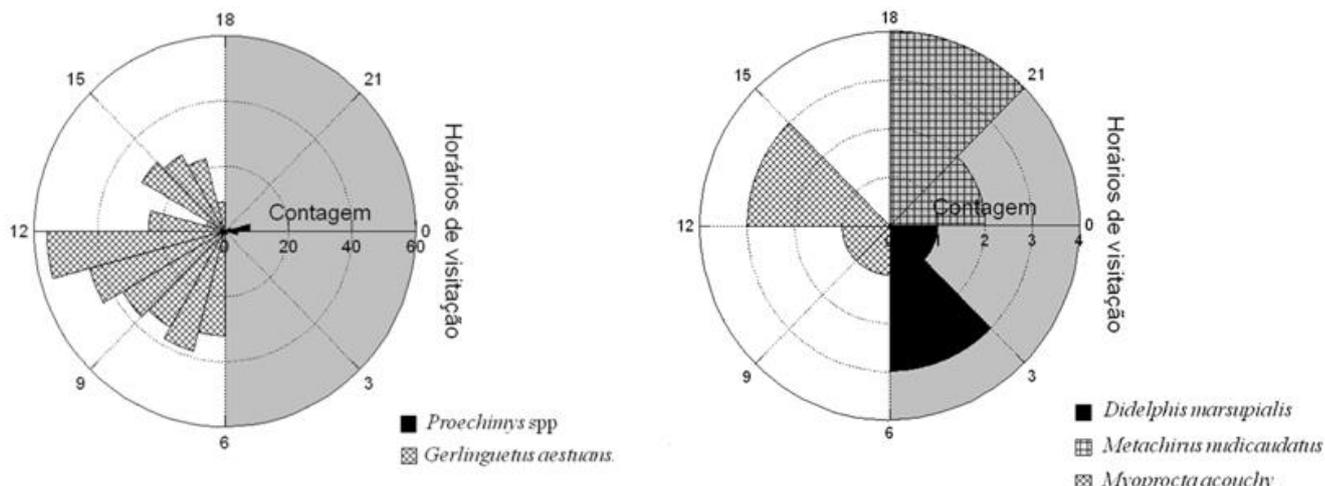


Figura 6. A - Horários de visitação de *Guerlinguetus aestuans* e *Prochimys spp.* para *A. attaleoides*. B - Horários de visitação de *Didelphis marsupualis*, *Metachirus nudicaudatus* e *Myoprocta acouchy* para *A. attaleoides*. A área cinza das figuras representam a noite e a branca o dia.

DISCUSSÃO

Não se registrou remoção primária para *A. gynacanthum*. Isso pode ter ocorrido em função da estrutura da planta que apresenta muitos espinhos em várias partes, desde os entrenós do estipe, bainha, pecíolo, raque, pedúnculo até a espata, o que pode restringir a visita por animais, embora Cintra & Horna (1997) e Cintra (1998) tenham registrado, no Peru, remoção primária por macacos-prego (*Cebus apella*) para *Astrocaryum murumuru*, uma palmeira bastante espinhosa. Mesmo que não se tenha podido separar com segurança os eventos de remoção primária e secundária para *A. attaleoides*, pela análise das fotos obtidas com armadilhas fotográficas foi possível observar que a maior parte dos eventos de remoção foram primários, diferente do observado para outras espécies de *Attalea* com estipe aéreo, como por exemplo, *Attalea oleifera*, onde a remoção foi secundária (Linhares 2003) e *Attalea maripa*, na qual foi tanto primária como secundária (Fragoso 2005).

Embora o tamanho das plantas possa ser um bom indicativo para a sua produtividade (Thomas 1996), não foi detectada relação significativa entre a altura das palmeiras e o número de frutos produzidos. O número de folhas e o número de frutos também não se relacionaram

à produtividade em *A. gynacanthum*. O número de folhas teve uma relação significativa com o número de frutos produzidos em *A. attaleoides*. Isto pode refletir uma maior disponibilidade local de nutrientes devido ao acúmulo de folhas mortas e outros resíduos entre os pecíolos, uma característica comum em palmeiras acaules. Vasconcelos (1990) encontrou maior volume de serrapilheira acumulada na base de palmeiras acaulescentes, do que no solo adjacente. Mais folhas também poderiam se refletir em maior superfície para absorção de luz, recurso limitante no sub-bosque de florestas tropicais, o que também poderia contribuir para a maior produção de frutos, ou ainda o maior número de folhas poderia indicar palmeiras mais velhas.

Não foi observada relação significativa entre o número de frutos produzidos por *A. gynacanthum* e a frequência de visitas dos removedores mais frequentes (*M. acouchy* e *Proechimys* spp.). Uma vez que estes frugívoros removeram apenas frutos do chão, isto pode ser uma consequência do fato dos frutos desta espécie não caírem todos ao mesmo tempo. Assim, haveria sempre pouca variação na quantidade de frutos disponíveis, anulando esta relação. A frequência de visitas dessas duas espécies também não influenciou significativamente a taxa de remoção secundária de *A. gynacanthum*. Talvez isto seja em função do baixo número de indivíduos observados para esta espécie, e as informações registradas apenas prestam informações iniciais sobre a interação desta espécie com frugívoros removedores podendo subsidiar um melhor planejamento de estudos futuros que abordem estas questões. As espécies de removedores mais frequentes para *A. gynacanthum* foram *Myoprocta acouchy* e *Proechimys* spp. Beck & Terborg (2002) em estudo realizado com *Astrocaryum murumuru* var. *macrocalyx* na Estação Biológica de Cocha Cashu, Parque Nacional Manú, Peru registraram estes mesmos gêneros entre os removedores mais frequentes (*Myoprocta pratti* e *Proechimys* spp.).

A ausência de relação entre o número de frutos produzidos por *A. attaleoides* e a frequência de visitação de *G. aestuans* se deu, provavelmente, porque em muitas das vezes que esta espécie visitou as palmeiras ela não efetivamente removeu frutos, em função da dificuldade da retirada dos frutos das infrutescências. A frequência de visitas de *G. aestuans* teve relação significativa com a taxa de remoção geral, em função desta espécie ter sido a espécie removedora mais frequentemente e efetiva registrada para *A. attaleoides*. Esquilos já foram registrados como importantes removedores de frutos para outras espécies de *Attalea* e de outras espécies de palmeiras (Forget *et al.* 1994, Galetti *et al.* 1999, Silva & Tabarelli

2001, Pimentel e Tabarelli 2004) podendo atuar como dispersores por esconderijo (“*scatter-hoarding*”).

Pimentel & Tabarelli (2004) encontraram esquilos desta mesma espécie como importantes removedores de frutos de *Attalea oleifera* Barb. Rodr., eles também sugerem que as plântulas a cinco metros ou mais de distância da planta parental teriam maior probabilidade de sobrevivência e a única espécie que removeu os frutos além de 5 m foi justamente *G. aestuans*, chegando a carregar os frutos a distâncias maiores que 30 m. Além disso, os esquilos também limpavam melhor as sementes, ou seja, dos frutos os quais comeram só a polpa, eles a retiraram bem, o que pode diminuir as chances de encontro por besouros da família Bruchidae, pois segundo Janzen (1971), Wilson & Janzen (1972) e Wright (1983) as fêmeas desses besouros depositam ovos em endocarpos de palmeiras, são atraídas pelo odor produzido através da fermentação da polpa residual deixada por vertebrados, e a intensidade do odor provavelmente está associado com a quantidade de polpa deixada. Linhares (2003) registrou que apenas 10% dos frutos de *Attalea oleifera* removidos por esquilos (a mesma espécie encontrada neste estudo) foram predados. Essas informações indicam que *G. aestuans* é um importante dispersor dos frutos de *A. oleifera*, e como também foi a espécie de frugívoro mais frequente para *A. attaleoides*, poderia desempenhar um papel semelhante.

O mesocarpo colorido e a forma do fruto ao amadurecer, que se abre parecendo uma flor, sugere que aves também seriam importantes removedoras de *A. gynacanthum*, mas observou-se que os visitantes mais frequentes foram mamíferos terrestres. Pode-se explicar esta observação considerando que o mesocarpo teria uma função olfativa e não visual (Herrera 2002), ou então, que a observação de apenas seis indivíduos pode não ter dado chance de registrar aves como removedores frequentes dessa espécie. Já para *A. attaleoides*, a prevalência de mamíferos como removedores está de acordo com as características de seus frutos, isto é, coloração pouco atrativa, aromáticos e com vestígios estigmáticos (Herrera 2002).

As espécies de removedores que foram registradas com maior frequência (*M. acouchy* e *Proechimys* spp.) para *A. gynacanthum* apresentam hábitos distintos: *Myoprocta acouchy* é diurna e *Proechimys* spp. noturna, indicando que essas duas espécies podem ser competidoras de exploração, utilizando conjuntamente os frutos de *Astrocaryum gynacanthum*. Isto é reforçado pela não sobreposição dos horários de visitação por estas duas espécies (figura 7). A baixa sobreposição dos horários de visitação para os vertebrados removedores de *A.*

gynacanthum sugere que há uma partição dos recursos disponibilizados por esta espécie pela comunidade de frugívoros. Para *A. attaleoides*, também não houve muita sobreposição entre os horários de visitação das diferentes espécies de frugívoros removedores, o que sugere um compartilhamento de recursos assim como observado para *A. gynacanthum*.

O intervalo de tempo entre os registros fotográficos de *G. aestuans* (apêndice VII) visitando *A. attaleoides* sugere que eles poderiam estar estocando esses frutos através de enterramento, ou se deslocando de próximo da planta fonte para um local onde pudessem consumir os frutos/sementes em maior segurança, o que poderia aumentar as chances de distanciamento das sementes em relação às plantas parentais. Pôde-se observar em duas sequências de fotos que, depois dos esquilos terem encontrado o cacho e terem removido praticamente todos os frutos, tem-se um registro de *M. acouchy* ou *D. leporina* (apêndice VII). Isto gera novas perguntas: o olfato dos esquilos é mais desenvolvido e eles conseguem detectar mais facilmente os frutos de *A. attaleoides*? Ou seriam os esquilos consumidores mais especializados na exploração dos frutos de *A. attaleoides*? Ou são mais hábeis na manipulação dos frutos? Durante as sequências de fotos pôde-se observar que os esquilos tentam de várias formas retirar os frutos das infrutescências usando a boca, os membros superiores e apoiando-se nos mais diferentes ângulos sobre a infrutescência, pois os frutos são bem difíceis de retirar do cacho até mesmo para humanos (Obs. Pessoal).

Embora pequenos roedores sejam considerados principalmente predadores de sementes (Fragoso 2005), alguns autores já encontraram evidências que nem sempre eles atuam apenas como predadores. Forget (1991) constatou que *Proechimys cuvieri* e *P. guyannensis*, na Guiana Francesa, removeram um grande número de sementes de *Astrocaryum paramaca* e dispersaram por esconderijo (“scatter-hoarding”) muitas delas sob a serrapilheira. Sementes de *A. mexicanum*, são protegidos da predação por outros animais se forem dispersas por esconderijo por *Heteromys* (Brewer & Rajmánek 1999). *Proechimys semispinosus* podem atuar como dispersores de sementes eficazes de *Astrocaryum standleyanum* se as sementes forem removidas para locais favoráveis à germinação e indisponíveis para outros predadores de sementes (Hoch & Adler 1997). Hoch & Adler (1997) colocam que o gênero *Proechimys*, devido sua abundância e ampla distribuição, pode ser um importante, mas negligenciado dispersor de sementes de árvores com sementes grandes. Jansen *et al.* (2004) comentam sobre o comportamento de dispersão por esconderijo de *Myoprocta acouchy*, a qual foi a principal removedora de *Carapa procera* na Guiana

Francesa, *M. acouchy* em anos de grande produção de sementes, carregou as sementes em média a 50 m da planta-mãe e em alguns casos até 100 m. Esquilos também podem dispersar as sementes por esconderijo (Forget *et al.* 1994, Galetti *et al.* 1999, Pimentel e Tabarelli 2004, Silva & Tabarelli 2001).

As vantagens das sementes serem transportadas para longe da planta parental, espalhadas sobre uma grande superfície, e enterradas no solo superficial podem ser mais importantes que a desvantagem de uma percentagem delas serem comidas durante o processo de esconderijo ou uso tardio das sementes escondidas (Jansen *et al.* 2004). Isso reforça mais uma vez a colocação de Zona & Henderson (1989) de que a separação entre predadores e dispersores de sementes são classificações artificiais. Assim, são necessários mais estudos de longa duração que avaliem o destino real das sementes tanto de *A. gynacanthum* quanto de *A. attaleoides*, ou seja, o seu consumo ou o estabelecimento de plântulas.

Embora o número total de espécies removedoras, 11 espécies, seja maior para *Attalea attaleoides* (apêndice VI), a frequência de visitação e a probabilidade de manipulação por *G. aestuans* foi muito maior que para as demais espécies. Desse modo, *A. attaleoides* depende mais de uma espécie de removedor, o que pode trazer mais problemas ao seu recrutamento caso haja extinção deste principal removedor. Já *Astrocaryum gynacanthum* teve nove espécies de frugívoros removedores (apêndice V, lembrando que o número de indivíduos foi menor para esta espécie), mas as espécies com maior frequência de visitação e probabilidade de manipulação foram *M. acouchy* e *Proechimys* spp. Nesse caso, os diferentes hábitos e estratégias destas espécies de removedores de sementes poderiam aumentar as chances de sementes serem deslocadas para diferentes locais a diferentes distâncias e isto poderia garantir a sobrevivência da mesma. Estes resultados salientam que o número de espécies frugívoras envolvidas na remoção de plantas pode não ser uma boa indicação do quanto uma planta estaria sujeita à extinção em função da perda de seus dispersores.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Mário Cohn-Haft pelo auxílio na identificação das aves. À Dra. Maria Nazareth F. da Silva e à M. Sc. Carla Gomes Bantel pelo auxílio na identificação dos pequenos mamíferos. Ao Fábio Rohe e Marcelo Gordo pelo auxílio na identificação dos

mamíferos de médio porte. À Wildlife Conservation Society (WCS) pelo empréstimo das armadilhas fotográficas e outros materiais para o desenvolvimento deste trabalho.

À CAPES e a FAPEAM pelos meses de bolsas concedidas e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo apoio financeiro ao projeto (CNPq - processos 555268/2006-3 e 558318/2009-6 concedidos ao Dr. Marcelo Menin). E pela bolsa de produtividade a Eduardo Venticinque (processo 307997/2009-0).

LITERATURA CITADA

- ANDRESEN, E. 2002. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seed. *Biotropica* 34(2): 261-272.
- ARAÚJO, M. G. P. 2005. *Morfo-anatomia e desenvolvimento dos frutos e sementes de três espécies da subfamília Arecoideae (Arecaceae)*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 189 pp.
- BECK, H. & TERBORGH, J. 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology* 18: 275-288.
- BLEHER, B. & BOHING-GAESE, K. 2001. Consequences of frugivores diversity for seed dispersal, seedling establishment and spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia* 129: 385-394.
- BLENDINGER, P. G., LOISELLE, B. A. & BLAKE, J. G. 2008. Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon. *Oecologia* 158: 273-283.
- BREWER, S. W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92(2): 245-255.

- BREWER, S. W. & RAJMÁNEK, M. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10: 165-174.
- CARLO, T. A., COLLAZO, J. A. & GROOM, M. J. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. *Oecologia* 134: 119-131.
- CHAPMAN, C. A. & ONDERDONK, D. A. 1998. Forests without primates: Primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45: 127-141.
- CINTRA, R. 1998. Sobrevivência pós-dispersão de sementes e plântulas de três espécies de palmeiras em relação à presença de componentes da complexidade estrutural da floresta Amazônica. Pp. 83-98 in Gascon, C. & Montinho, P. (eds.). *Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração, e manejo*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 373 pp.
- CINTRA, R. & HORNA, V. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 257-277.
- COSTA, F. R. C., GUILLAUMET, J. L., 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.
- CRUZ, J. 2001. *Caracterização morfológica, fenológica e produtividade de Oenocarpus bacaba Martius (Palmae) em floresta de terra firme e pastagens na Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 149pp.
- DEMATTIA, E. A., CURRAN, L. M. & RATHCKE, B. J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds. *Ecology* 85 (8): 2161–2170.

- DENSLOW, J. S. & MOERMOND, T. C. 1982. The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: an experimental study. *Oecologia* 54: 170-176.
- FADINI, R. F, FLEURY, M., DONATTI, C. I. & GALETTI, M. 2009. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. *Acta Oecologica* 35: 88-96.
- FORGET, P. M. 1991. Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechymis* in French Guiana: Comparison with *Myoprocta exilis*. *Tropical Ecology* 32: 155-167.
- FORGET, P. M., MUNOZ, E. & LEIGH E. G. 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 26: 420-426.
- FRAGOSO, J. M. V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85: 519-529.
- FRAGOSO, J. M. V. 2005. The role of trophic interactions in community initiation, maintenance and degradation. Pp. 310-327 in: Burslem, D. F. R. P.; Pinard, M. A.; Hartley, S. E. *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge University Press. Cambridge. 580 pp.
- FRAGOSO, J. M. V. & HUFFMAN, J. M. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology* 16: 369-385.
- FRAGOSO, J. M. V., SILVIUS, K. M. & CORREA, J. A. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84(8): 1998-2006.
- GALETTI, M. & ALEIXO, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 286-293.

- GALETTI, M., PIZO, M. A. & MORELLATO, P. C. 2003. Fenologia frugivoria e dispersão de sementes Pp. 395-422 In Cullen Júnior, L., Pádua, C. V., Rudran, R. & Santos, A. J. (eds.). *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. Universidade Federal do Paraná/Fundação O Boticário de Proteção a Natureza. Curitiba. 652 pp.
- GALETTI, M., ZIPARRO, V. B. & MORELLATO, P. C. 1999. Fruiting fenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland atlantic forest of Brazil. *Ecotropica* 5: 115-122.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J. M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J. P., DUBOST, B., EMMONS, L., ERARD, C., HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., ROUSSILHON, C. & THIOLLAY, J. M. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical wet forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- GRYJ, E. O. & DOMÍNGUEZ, C. A. 1996. Fruit removal and postdispersal survivorship in the tropical dry forest shrub *Erythroxylum havanense*: ecological and evolutionary implications. *Oecologia* 108: 368-374.
- HENDERSON, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University, New York. 162 pp.
- HENDERSON, A. 2002. *Evolution ecology of palm*. New York Botanical Garden Press, New York. 259 pp.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. 1995. *Filde guide to the palms of the Americas*. Oxford University, New York. 417 pp.
- HERRERA, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp. 210-220 in: Herrera, C. M.; Pellmyr, O. (eds.). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Oxford, Blackwell. 313 pp.

- HINES, J. E. 2006. PRESENCE2 – Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>.
- HOCH, G. A. & ADLER, G. H. 1997. Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology* 13:51-58.
- JANSEN, P. A., BARTHOLOMEUS, M., BONGERS, F., ELZINGO, J. A., OUDEN, J. D. & VAN WIEREN, S. E. 2002. The role of seed size in dispersal by scatter-roarding rodent. Pp. 209-226 in Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford. 544 pp.
- JANSEN, P. A., BONGERS, F. & HEMERIK L. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs* 74(4): 569-589.
- JANSON, C. H. & EMMONS, L. H. 1990. Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. Pp. 314-338. in Gentry, A. H. (ed.). *Four Neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven. 640 pp.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. 1971. The fate of *Scheellea rostrata* fruits beneath the parent tree: Predispersal attack by bruchids. *Principes* 15: 89-101.
- KEUROGHLIAN, A. & EATON, D. P. 2009. Removal of palm fruits and ecosystem engineering in palm stands by white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) and other frugivores in an isolated Atlantic Forest fragment. *Biodiversity Conservation* 18: 1733-1750.

- KIRIKA, J. M., BLEHER, B., BÖHNING-GAESE, K., CHIRA, R. & FARWIG, N. 2007. Fragmentation and local disturbance of forests reduce frugivore diversity and fruit removal in *Ficus thonningii* trees. *Basic and Applied Ecology* 9: 663-672.
- KORINE, C., KALKO, E. K.V. & HERRE, E. A. 2000. Fruit characteristics and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs. *Oecologia* 123: 560-568.
- LASKA, M. S. & STILES, E. W. 1994. Effects of fruit crop size on intensity of fruit removal in *Viburnum prunifolium* (Caprifoliaceae). *Oikos* 69: 199-202.
- LINHARES, K. V. 2003. *Esquilos Sciurus alphonsei (Mammalia: Rodentia) como dispersores de Attalea oleifera (Arecaceae) em remanescente da Floresta Atlântica Nordestina, Brasil*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco. 61 pp.
- LINK, A. & DI FIORE, A. 2006. Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22: 235-246.
- LORENZI, H., SOUZA, H.M., MADEIROS-COSTA, J.T., CERQUEIRA, L.S.C. & FERREIRA, E. 2004. *Palmeiras Brasileiras e Exóticas Cultivadas*. Plantarum, Nova Odessa, 416pp.
- LUIZÃO, R. C. C., LUIZÃO, F. J., PAIVA, R. Q., MONTEIRO, T. F., SOUZA, L. S. & KRUIJT, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10: 592-600.
- MAGNUSSON, W. E., LIMA, A.P., LUIZÃO, R.C., LUIZÃO, F., COSTA, F.R.C., CASTILHO, C.V. & KINUPP, V.F. 2005. RAPELD: uma modificação do método de Gentry pra inventários de biodiversidade em sítios para pesquisa ecológica de longa duração. *Biota Neotropica*, 5(2): <<http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?point-ofview+bn01005022005>>

- MIRANDA, I. P. A. & RABELO, A. 2006. *Guia de identificação das palmeiras de um fragmento florestal urbano*. Universidade Federal do Amazonas/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 228pp.
- MIRANDA, I. P. A. & RABELO, A. 2008. *Guia de identificação das palmeiras de Porto Trombetas - Pará*. Universidade Federal do Amazonas/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 364pp.
- MOEGENBURG, S. M. & LEVEY, D. J. 2003. Do frugivores respond to fruit harvest? An experimental study of short-term responses. *Ecology* 84 (10): 2600-2612.
- MURRAY, K. G. 1987. Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. *The American Naturalist* 129: 18-31.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* 15: 278-285.
- PERES, C. A. 2000. Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. *Journal of Tropical Ecology* 16: 287-317.
- PERES, C.A. & VAN ROOSMALEN, M.G.M.. 2002. Primate frugivory in two species-rich neotropical forest: implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. Pp. 407–421 in Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (Eds.). *Frugivory and seed dispersal: Ecological, evolutionary and conservation*. CABI Publishing, CABI, Wallingford. 511 pp.
- PIMENTEL, D. S. & TABARELLI, M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36 (1): 74-84.
- QUIROGA-CASTRO, V. D. & ROLDÁN, A. I. 2001. The Fate of *Attalea phalerata* (Palmae) Seeds Dispersed to a Tapir Latrine. *Biotropica* 33(3): 472-477.
- RIBEIRO, J. E. L. S., HOPKINS, M. J. G., VICENTINI, A., SOTHERS, C. A., COSTA, M. A. S., BRITO, J. M., SOUZA, M. A. D., MARTINS, L. H. P., LOHMANN, L. G.,

- ASSUNÇÃO, P. A. C. L., PEREIRA, E. C., SILVA, C. F., MESQUITA, M. R. & PROCÓPIO, L. C. 1999. *Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 816 pp.
- ROMO, M., TUOMISTO, H. & LOISELLE, B. A. 2004. On the density-dependence of seed predation in *Dipteryx micrantha*, a bat-dispersed rain forest tree. *Oecologia* 140: 76-85.
- RUSSO, S. E. 2003. Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection. *Oecologia* 136: 80-87.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V. & MARTÍNEZ-GALLARDO, R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico *Journal of Tropical Ecology* 14: 139-151.
- SILMAN, M. R., TERBORGH, J. W. & KILTIE, R. A. 2003. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed predator. *Ecology* 84(2): 431-438.
- SILVA, M. G. & TABARELLI, M. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica* 22: 259-268.
- SMYTHE, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review Ecology and Systematic* 17: 169-188.
- SPIRONELLO, W. R. 1991. A importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central. Pp. 285-296 in Rylands, A. B. & Bernardes, A. T. (eds). *A primatologia no Brasil*, Vol. 3. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte. 459 pp.
- TERBORGH, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. Pp. 330-344 in Soule, M. E. (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland. 584 pp.

- THOMAS, S. C. 1996. Reproductive allometry in Malaysian rain forest trees: biomechanics versus optimal allocation. *Evolutionary Ecology* 10: 517-530.
- VASCONCELOS H. L. 1990. Effects of litter collection by understory palms on the associated macroinvertebrate fauna in Central Amazonia. *Pedobiologia* 34(3): 157-160.
- WANG, B. C. & SMITH, B. S. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (8): 379-385.
- WILKINSON, L. 2007. SYSTAT: *The System for Statistics*. Chicago, SPSS Inc.
- WILSON, D. E. & JANZEN, D. H. 1972. Predation on *Scheelea* palm Seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parental palm. *Ecology* 5: 954–959.
- WRIGHT, S. J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent palm. *Ecology* 64: 1016–1021.
- WYATT, J. L. & SILMAN, M. R. 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia* 140: 26-35.
- ZONA, S. & HENDERSON, A. 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana* 11:6-21.

Conclusão geral

Este trabalho revelou que variáveis ambientais que hipoteticamente influem sobre a distribuição de palmeiras não podem prever satisfatoriamente a sua riqueza de espécies, porém essas mesmas variáveis foram importantes na predição da composição de espécies. Entre as variáveis testadas, as edáficas (físicas e químicas) mostraram-se particularmente importantes.

A composição de espécies de dossel/sub-dossel e sub-bosque diferiram na resposta às variáveis testadas.

A resposta das espécies mais abundantes não seguiu o padrão geral da composição, e diferentes espécies responderam de maneira desigual às variáveis ambientais testadas.

O maior número de espécies indicadoras de ambientes, que são compartimentos mais homogêneos, e o menor número de espécies indicadoras em relação às categorias topográficas e geomorfológicas, que são compartimentos mais heterogêneos reforçam estudos anteriores que indicam que as espécies de palmeiras têm nichos especializados.

As características estruturais das palmeiras tiveram pouca influencia sobre as taxas de remoção. Mas o fato de *A. gynacanthum* ser uma palmeira espinhosa pode ter sido o causador de ausência de remoção primária para esta espécie.

A baixa sobreposição entre os horários de visitação das espécies removedoras, para ambas as espécies de palmeiras indicam que a comunidade de frugívoros explora conjuntamente esses recursos, reforçando a importância dos frutos dessa família como recursos alimentares para fauna em florestas tropicais.

O fato dos principais removedores de *A. gynacanthum* e *A. attaleoides* serem pequenos roedores, reforça a importância desta fauna, nas florestas tropicais e questiona a categorização das espécies removedoras, em “dispersoras” e “predadoras” de sementes.

Mais estudos são necessários abordando as respostas das espécies de palmeiras aos gradientes ambientais, bem como sobre a interação destas com frugívoros removedores de seus frutos e o destino real das sementes.

Apêndice I. Valores mínimos (Min), máximos (Max), média e desvio padrão (DP) das variáveis ambientais e edáficas medidas para as 31 parcelas utilizadas neste estudo.

Variável	Min	Max	Média	DP
Altitude (m)	54,0	121,0	84,87	19,23
Espessura da serrapilheira (cm)	2,3	4,6	3,33	0,55
Distância do corpo d'água (m)	3,3	1093,4	309,89	315,7
Argila 0-5 cm (%)	0,0	85,2	41,3	32,8
pH	3,8	6,0	4,46	0,58
Matéria orgânica 0-5 cm (g/kg)	9,9	53,6	28,81	13,13
Al 0-5 cm (cmol(c)/kg)	0,6	2,5	1,4	0,52
H ⁺ Al 0-5 cm (cmol(c)/kg)	2,1	13,0	5,96	2,47
Ca 0-5 cm (cmol(c)/kg)	0,0	0,3	0,1	0,08
Mg 0-5 cm (cmol(c)/kg)	0,0	0,2	0,01	0,03
K 0-5 cm (mg/kg)	4,0	38,0	15,93	9,27
P 0-5 cm (mg/kg)	0,0	10,0	2,83	2,69

Apêndice II. Lista de espécies de palmeiras presentes em uma área de floresta de terra firme, ressaltando aquelas indicadoras de ambiente.

Espécie	Ambiente	IV	MD	DP	P
<i>Syagrus cf. cocoides</i> Mart.	Platô	69.3	28.8	8.77	0.0007
<i>Bactris gastoniana</i> Barb. Rodr.	Platô	57.4	29.2	6.59	0.0003
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) Wess. Boer	Platô	55.5	30.4	5.67	0.0001
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>acanthocarpa</i> Mart.	Platô	40.9	28.2	7.22	0.0598
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	Platô	40.2	29.3	7.34	0.0854
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>intermedia</i> A.J. Hend.	Platô	37.1	16.7	8.85	0.0379
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	Platô	34.2	30.1	3.81	0.1489
<i>Bactris cf. tefensis</i> A. J. Hend.	Platô	30.0	17.7	8.27	0.0950
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr.	Platô	10.0	12.9	3.32	1,0000
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	Vertente	58.4	34.9	6.62	0.0012
<i>Bactris syagroides</i> Trail	Vertente	50.0	15.8	8.49	0.0080
<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle	Vertente	48.5	31.5	4.68	0.0004
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Vertente	44.3	36.5	7.88	0.1639
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	Vertente	42.7	33.7	8.28	0.1440
<i>Bactris constanciae</i> Barb. Rodr.	Vertente	39.1	25.9	8.89	0.0859
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>maxima</i> (Poit.) Kunth	Vertente	34.1	24.7	8.70	0.1348
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>chelidonura</i> (Spruce) A.J. Hend.	Vertente	30.6	25.9	7.41	0.2310
<i>Bactris tomentosa</i> Mart.	Vertente	24.6	18.5	8.96	0.2462
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>spixiana</i> (Mart.) A.J. Hend.	Vertente	23.8	16.4	8.60	0.1685
<i>Bactris balanophora</i> Spruce	Vertente	12.5	12.8	3.25	0.6766

<i>Geonoma</i> sp. 1	Vertente	12.5	12.8	3.25	0.6766
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>trailiana</i> (Barb. Rodr.) A.J. Hend.	Vertente	10.9	15.0	8.14	0.6978
<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	Vertente	8.9	13.0	7.37	0.6045
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	Baixio	85.5	22.3	10.40	0.0004
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	Baixio	82.2	21.8	8.61	0.0001
<i>Mauritiella aculeata</i> (Kunth) Burret	Baixio	60.0	18.9	9.42	0.0024
<i>Euterpe precatória</i> Mart.	Baixio	57.7	28.4	8.40	0.0052
<i>Hyospathe elegans</i> Mart.	Baixio	57.3	18.4	9.06	0.0036
<i>Bactris maraja</i> var. <i>chaetospata</i> (Mart.) Henderson	Baixio	57.1	20.1	9.99	0.0034
<i>Bactris maraja</i> Mart. var. <i>maraja</i>	Baixio	50.0	17.4	9.23	0.0108
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr.	Baixio	37.5	14.6	8.30	0.0279
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	Baixio	33.2	15.5	8.50	0.0393
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	Baixio	19.7	17.6	8.51	0.3681
<i>Manicaria saccifera</i> Gaertn.	Baixio	12.5	12.9	3.33	0.6795
<i>Mauritia flexuosa</i> L. f.	Baixio	12.5	12.9	3.31	0.6812
<i>Bactris killipii</i> Burret	Baixio	6.9	12.5	7.29	0.8656
<i>Bactris hirta</i> Mart. (forma pinada)	Campinarana	89.4	30.8	12.10	0.0007
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	Campinarana	73.0	41.6	10.91	0.0048
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	Campinarana	40.8	22.7	9.39	0.0495
<i>Bactris hirta</i> Mart. (forma bifida)	Campinarana	37.2	21.0	8.89	0.0652
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	Campinarana	34.3	29.1	10.08	0.2660
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	Campinarana	16.7	22.6	8.59	0.7451

Valores significativos a P = 0,05 em negrito

IV = Indicator Value

MD = Média

DP= Desvio padrão

Apêndice III. Lista de espécies de palmeiras presentes em uma área de floresta de terra firme, ressaltando aquelas indicadoras de padrão de relevo.

Espécie	Padrão de Relevô	IV	MD	DP	P
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	36.7	27.6	14.50	0.1920
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	36.1	28.1	13.93	0.1937
<i>Euterpe precatória</i> Mart.	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	31.3	33.9	12.73	0.4704
<i>Bactris maraja</i> var. <i>chaetospata</i> (Mart.) Henderson	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	31.2	23.4	13.91	0.2128
<i>Mauritiella aculeata</i> (Kunth) Burret	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	25.9	25.5	13.99	0.3465
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	25.0	23.1	13.42	0.3618
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	21.5	28.5	13.41	0.6450
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr.	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	18.7	20.7	12.72	0.5555
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>maxima</i> (Poit.) Kunth	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	18.4	30.4	12.92	0.8497
<i>Bactris balanophora</i> Spruce	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	6.2	13.6	12.81	1,0000

<i>Geonoma</i> sp. 1	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	6.2	13.6	12.81	1,0000
<i>Mauritia flexuosa</i> L. f.	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	6.2	13.5	12.79	1,0000
<i>Manicaria saccifera</i> Gaertn.	Tabuleiros pouco dissecados com vales amplos	6.2	13.2	12.44	1,0000
<i>Bactris gastoniana</i> Barb. Rodr.	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	68.4	34.1	8.81	0.0001
<i>Syagrus</i> cf. <i>cocoides</i> Mart.	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	67.8	35.0	12.64	0.0207
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) Wess. Boer	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	66.9	34.8	7.15	0.0002
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>acanthocarpa</i> Mart.	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	52.9	33.5	10.02	0.0437
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	43.1	34.4	10.07	0.2010
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>intermedia</i> A.J. Hend.	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	42.9	23.8	13.48	0.0702
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	39.8	32.7	4.38	0.0670
<i>Bactris constanciae</i> Barb. Rodr.	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	38.3	31.6	12.95	0.2387
<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	39.2	34.3	5.97	0.1977
<i>Bactris</i> cf. <i>tefensis</i> A. J. Hend.	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	21.9	18.8	13.44	0.2369
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr.	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	11.1	13.4	12.69	0.4651
<i>Bactris killipii</i> Burret	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	7.1	18.5	13.12	1,0000
<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	Topo de platôs e espigões com superfície levemente ondulada	5.2	18.1	13.06	1,0000
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>spixiana</i> (Mart.) A.J. Hend.	Colinas tabulares	84.0	23.7	12.65	0.0061
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	Colinas tabulares	67.0	38.1	9.01	0.0021
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Colinas tabulares	54.0	41.0	10.26	0.1294
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	Colinas tabulares	41.3	39.4	10.96	0.3792
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	Colinas tabulares	33.1	29.4	13.95	0.2898
<i>Hyospathe elegans</i> Mart.	Colinas tabulares	28.1	23.5	13.56	0.2479
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>chelidonura</i> (Spruce) A.J. Hend.	Colinas tabulares	21.3	31.4	11.96	0.7888
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>trailingiana</i> (Barb. Rodr.) A.J. Hend.	Colinas tabulares	21.3	23.3	12.34	0.4798
<i>Bactris tomentosa</i> Mart.	Colinas tabulares	17.5	24.8	13.67	0.6388
<i>Bactris syagroides</i> Trail	Colinas tabulares	14.4	22.3	13.17	0.7329
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	Colinas tabulares	13.8	23.7	12.65	0.8273
<i>Bactris maraja</i> Mart. var. <i>maraja</i>	Colinas tabulares	9.2	19.2	13.42	0.8857
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	Planos arenosos em topo de platô	79.9	33.3	13.50	0.0053
<i>Bactris hirta</i> Mart. (forma pinada)	Planos arenosos em topo de platô	75.4	37.0	15.90	0.0492
<i>Bactris hirta</i> Mart. (forma bífida)	Planos arenosos em topo de platô	74.7	27.2	13.59	0.0130
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	Planos arenosos em topo de platô	52.3	44.1	14.37	0.2169

Valores significativos a P = 0,05 em negrito

IV = Indicator Value

MD = Média

DP= Desvio padrão

Apêndice IV. Lista de espécies de palmeiras presentes em uma área de floresta de terra firme, ressaltando aquelas indicadoras de unidade geomorfológica.

Espécies	Unidade Geomorfológica	IV	MD	DP	P
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) Wess. Boer	Superfícies tabulares	66.1	44.1	10.20	0.0226
<i>Bactris gastoniana</i> Barb. Rodr.	Superfícies tabulares	60.4	42.5	12.14	0.0902
<i>Bactris constanciae</i> Barb. Rodr.	Superfícies tabulares	53.8	37.9	15.55	0.1781
<i>Syagrus</i> cf. <i>cocoides</i> Mart.	Superfícies tabulares	42.9	42.2	15.22	0.4029
<i>Euterpe precatória</i> Mart.	Superfícies tabulares	39.5	41.1	14.79	0.4563
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>acanthocarpa</i> Mart.	Superfícies tabulares	37.3	41.4	13.15	0.5487
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	Superfícies tabulares	26.1	31.6	14.59	0.5713
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	Superfícies tabulares	24.9	33.9	15.86	0.6901
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	Superfícies tabulares	23.7	34.0	15.39	0.6912
<i>Bactris maraja</i> var. <i>chaetospatha</i> (Mart.) Henderson	Superfícies tabulares	23.1	26.5	14.19	0.6328
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>intermedia</i> A.J. Hend.	Superfícies tabulares	19.2	26.8	13.82	0.8807
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	Superfícies tabulares	15.4	24.2	13.61	0.9384
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>maxima</i> (Poit.) Kunth	Superfícies tabulares	15.2	35.9	15.71	1,0000
<i>Mauritiella aculeata</i> (Kunth) Burret	Superfícies tabulares	14.4	28.1	14.41	0.9827
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb. Rodr.	Superfícies tabulares	11.5	20.9	13.82	1,0000
<i>Bactris</i> cf. <i>tefensis</i> A. J. Hend.	Superfícies tabulares	11.5	16.8	13.43	0.8482
<i>Geonoma stricta</i> (Poit.) Kunth	Superfícies tabulares	7.7	16.3	14.44	1,0000
<i>Bactris killipii</i> Burret	Superfícies tabulares	7.7	16.9	14.91	1,0000
<i>Manicaria saccifera</i> Gaertn.	Superfícies tabulares	3.8	9.6	13.54	1,0000
<i>Mauritia flexuosa</i> L. f.	Superfícies tabulares	3.8	9.7	13.71	1,0000
<i>Bactris balanophora</i> Spruce	Superfícies tabulares	3.8	9.7	13.75	1,0000
<i>Bactris elegans</i> Barb. Rodr.	Superfícies tabulares	3.8	9.5	13.57	1,0000
<i>Geonoma</i> sp. 1	Superfícies tabulares	3.8	9.7	13.75	1,0000
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>spixiana</i> (Mart.) A.J. Hend.	Superfícies colinosas	92.9	27.5	13.42	0.0031
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	Superfícies colinosas	79.9	47.6	10.86	0.0017
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Superfícies colinosas	61.2	50.5	12.51	0.1966
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	Superfícies colinosas	52.6	47.7	13.27	0.3292
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	Superfícies colinosas	50.5	42.4	6.45	0.1155
<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle	Superfícies colinosas	48.6	44.4	8.26	0.2818
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	Superfícies colinosas	43.2	42.4	12.82	0.4167
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	Superfícies colinosas	41.4	34.3	15.72	0.2089
<i>Hyospathe elegans</i> Mart.	Superfícies colinosas	28.7	27.9	13.73	0.2874
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>chelidonura</i> (Spruce) A.J. Hend.	Superfícies colinosas	28.0	39.0	14.58	0.7371
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>trailiana</i> (Barb. Rodr.) A.J. Hend.	Superfícies colinosas	24.8	25.5	13.68	0.5337
<i>Bactris tomentosa</i> Mart.	Superfícies colinosas	22.2	28.0	14.56	0.7663
<i>Bactris syagroides</i> Trail	Superfícies colinosas	18.4	24.1	13.35	0.5082
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	Superfícies colinosas	18.4	28.8	13.50	0.9663
<i>Bactris maraja</i> Mart. var. <i>maraja</i>	Superfícies colinosas	10.8	22.3	13.91	1,0000

<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	Planos arenosos	86.8	38.6	15.47	0.0112
<i>Bactris hirta</i> Mart. (forma bífida)	Planos arenosos	79.4	31.8	15.59	0.0200
<i>Bactris hirta</i> Mart. (forma pinada)	Planos arenosos	79.1	41.0	16.09	0.0661
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	Planos arenosos	58.2	51.8	15.27	0.2918

Valores significativos a P= 0,05 em negrito

IV = Indicator Value

MD = Média

DP= Desvio padrão

Apêndice V. Prancha das espécies de vertebrados frugívoros registrados para *A. gynacanthum*.



Dasyprocta leporina L.



Dasyprocta sp. L.



Didelphis marsupialis L.



Metachirus nudicaudatus Desmarest



Momotus momota L.



Myoprocta acouchy Erxleben



Philander spp. Brisson



Proechimys spp. J.A. Allen



Guerlinguetus aestuans L.

Apêndice VI. Prancha das espécies de vertebrados frugívoros registrados para *A. attaleoides*.



Dasyprocta leporina L.



Dasypus novemcinctus L.



Didelphis marsupialis L.



Echimys chrysurus Zimmermann



Metachirus nudicaudatus Desmarest



Myoprocta acouchy Erxleben



Penelope marail Statius Muller



Philander spp. Brisson



Proechimys spp. J.A. Allen



Psophia crepitans L.



Guerlinguetus aestuans L

Apêndice VII. Trecho de uma sequência de fotos de um dos indivíduos de *A. attaleoides* amostrado (seis últimos registros fotográficos do indivíduo nove).

