



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE
E BIOTECNOLOGIA DA REDE BIONORTE**



UFAM

Susamar Pansini

Relação entre hidrologia e assembleia de palmeiras ao longo de gradientes ambientais na ESEC Cuniã (interflúvio Purus-Madeira).

Porto Velho

2016



Universidade Federal do Amazonas
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade
e Biotecnologia da Rede Bionorte



Susamar Pansini

Relação entre hidrologia e assembleia de palmeiras ao longo de gradientes ambientais na ESEC Cuniã (interflúvio Purus-Madeira).

Tese apresentada no Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede BIONORTE, na Universidade Federal do Amazonas, como requisito para a obtenção do Título de Doutora em Biodiversidade e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Angelo Gilberto Manzatto

Porto Velho

2016

Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

P196r Pansini, Susamar
Relação entre hidrologia e assembleia de palmeiras ao longo de gradientes Ambientais na ESEC Cuniã (interflúvio Purus-Madeira).)./
Susamar Pansini. 2016
113 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Angelo Gilberto Manzatto
Tese (Doutorado em Biodiversidade e Biotecnologia da Rede Bionorte) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Palmeiras. 2. hidrologia. 3. interflúvio Purus-Madeira. 4. ESEC Cuniã. I. Manzatto, Angelo Gilberto II. Universidade Federal do Amazonas III. Título



Universidade Federal do Amazonas
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade
e Biotecnologia da Rede Bionorte



PANSINI, Susamar. **Relação entre hidrologia e assembleia de palmeiras ao longo de gradientes ambientais na ESEC Cuniã (interflúvio Purus-Madeira)**. 113 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Conservação). Porto Velho: Universidade Federal do Amazonas, 2016.

Tese defendida e aprovada em Porto Velho, a _____ de _____ de 2016.

Banca examinadora:

Prof. Dr. Angelo Gilberto Manzatto
Orientador – Presidente da banca – UNIR

Prof. Dr. Prof. Dr. Rodrigo Barros Rocha
Examinador – UNIR

Prof. Dr. Wanderley Rodrigues Bastos
Examinador – UNIR

Prof. Dr. Alexandre de Almeida e Silva
Examinador – UNIR

Prof.^a Dr.^a Flávia Regina Capelotto Costa
Examinador – INPA

Agradecimentos

A minha família por todo amor e apoio. Em especial às minhas irmãs.

Ao Dr. Angelo Gilberto Manzatto, pela amizade, paciência e aprendizado.

A toda a equipe do Laboratório de Biogeoquímica Ambiental Wolfgang C. Pfeiffer.

A equipe de campo, pela contribuição na coleta dos dados Alex, Adeilza, Ricardo, Tiago, Máira, Guilherme, Diane e Camila.

A Rede Bionorte pela oportunidade, a CAPES/CNPQ pela bolsa e apoio financeiro.

Ao programa de pesquisa em Biodiversidade – PPBIO.

A Danilo e Moreno pela contribuição nas análises.

A todos os amigos, conhecidos e chegados que torceram, apoiaram ou ajudaram de alguma forma ao longo do curso.

Muito Obrigada a Todos!!!!!!

Resumo

PANSINI, Susamar. **Relação entre Hidrologia e Assembleia de Palmeiras ao Longo de Gradientes Ambientais Na ESEC Cuniã (Interflúvio Purus-Madeira)**. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Conservação) – Universidade Federal do Amazonas, Porto Velho, 2016.

A relação entre gradientes ambientais e a assembleia de palmeiras (Arecaceæ) foi investigada em 48 parcelas permanentes instaladas em 25 km² de floresta em um trecho do interflúvio Purus-Madeira na Estação Ecológica do Cuniã (ESEC Cuniã) que está localizada no norte do Estado de Rondônia, município de Porto Velho. Das 48 parcelas investigadas, 30 são de terra-firme e seguem a curva de nível do terreno para minimizar a variação interna de solos e topografia e 18 parcelas são ripárias e seguem o curso dos igarapés. Para estudo das relações entre a assembleia de palmeiras e as variações ambientais, foram coletados dados de amostras superficiais de solo e feitas análises granulométricas (porcentagens de silte, areia e argila), macro e micronutrientes (pH, Ca, Mg, P, K, Fe, Al, Mn, Zn). As condições hidrológicas locais foram medidas pela distância do igarapé mais próximo e o gradiente vertical de drenagem foi medido pela profundidade do lençol freático. A profundidade de liteira foi medida a cada dois metros ao longo da linha central de cada parcela. Foi avaliada a estrutura e composição florística de palmeiras e os fatores a ela relacionados. Estudou-se a relação entre palmeiras e gradiente de solo, topografia, altitude e profundidade de liteira local, avaliando os fatores mais importantes para palmeiras do dossel e subdossel da floresta e como as variações em pequena escala alteram a resposta das espécies às condições ambientais. A comunidade apresentou correlação positiva com as variáveis de teor de silte, fósforo, soma de bases e distância do igarapé, mostrando que a substituição das espécies está ligada a condições locais. O estudo da relação entre as palmeiras e o gradiente hidrológico foi avaliado com base no monitoramento do lençol freático, distância da água e como as espécies se comportam segundo as variações das condições hídricas locais. A água é fator importante para a colonização das espécies de palmeiras e afeta de forma distinta, de acordo com o porte das espécies. Por fim, avaliou-se como a assembleia de palmeiras responde à variação temporal pela análise das taxas de mortalidade e recrutamento das espécies. Os principais gradientes ligados às taxas de mortalidade de palmeiras na área foram Altitude e distância da água. O recrutamento foi fortemente influenciado pelo teor de silte e distância da água.

Palavras chave: palmeiras, hidrologia, interflúvio Purus-Madeira, ESEC Cuniã.

Abstract

PANSINI, Susamar. **Relação entre Hidrologia e Assembleia de Palmeiras ao Longo de Gradientes Ambientais Na ESEC Cuniã (Interflúvio Purus-Madeira)** (*Relationship between Hydrology and Palm Trees According to Environmental Gradients in ESEC Cuniã (Between Rivers Purus-Madeira).*) Thesis (PhD in Biodiversity and Conservation) - Federal University of Amazonas, Porto Velho, 2016.

The relationship between environmental gradients and the set of palm trees (Arecaceae) was investigated in 48 permanent plots installed in 25 km² of the forest in a fragment between the rivers Purus-Madeira in the Estação Ecologica do Cuniã (Ecological Station Cuniã - ESEC Cuniã) which is located in the North of the province of Rondônia, Porto Velho municipality. 48 investigated plots, 30 are from the mainland and follow the curve of the ground level to minimize the internal variation in soils and topography and 18 plots are riparian and follow the course of streams. For the study of the relationship between the set of palm trees and environmental variations, data of surface soil samples were collected and granulometric analysis were made (percentages of silt, sand and clay), macro and micronutrients (pH, Ca, Mg, P, K, Fe, MN, Zn). The local hydrological conditions were measured by the distance of the nearest streams and vertical drainage gradient was measured by the depth of the water table sheet. The depth of the litter was measured every two meters along the centerline of each plot. The structure and floristic composition of the palm trees and the factors related to it was evaluated. The relationship between palm trees and gradient of soil, topography, elevation and depth of the local litter were studied, evaluating the most important factors for palm trees forest of canopy and subcanopy and how small-scale variations change the response of species to environmental conditions. The community showed positive correlation with variable content of silt, phosphorus, sum of bases and distance of the stream, showing that species replacement is linked to local conditions. The study of the relationship between the palms and the hydrologic gradient was evaluated based on the monitoring of the water table, water distance and how species behave according to the variations of the local water conditions. Water is an important factor for the colonization of species of palm trees and affects them differently, based on the size of the species. Finally, it was evaluated how the palm trees set responds to the temporal variation by the analysis of mortality rates and the repopulation of the species. The main gradients related to mortality of palm trees in the area were elevation, and water distance. The repopulation was strongly influenced by the content of silt and the water distance.

Keywords: palm trees, hydrology, between rivers Purus-Madeira, ESEC Cuniã.

Resumen

PANSINI, Susamar. **Relação entre Hidrologia e Assembleia de Palmeiras ao Longo de Gradientes Ambientais Na ESEC Cuniã (Interflúvio Purus-Madeira)** (*Relación entre Hidrología y Conjunto de Palmeras según los Gradientes Ambientales en ESEC Cuniã (interflúvio Purus-Madeira)*). Tesis (Doctorado en Biodiversidad y Conservación) – Universidad Federal de Amazonas, Porto Velho, 2016.

La relación entre gradientes ambientales y el conjunto de palmeras (Arecaceæ) fue investigada en 48 parcelas permanentes instaladas en 25 km² del bosque en un fragmento en Interflúvio Purus-Madeira en la Estação Ecológica do Cuniã (Estación Ecológica de Cuniã - ESEC Cuniã) que está localizada en el norte de la provincia de Rondônia, municipio de Porto Velho. De las 48 parcelas investigadas, 30 son de tierra firme y siguen la curva de nivel del terreno para minimizar la variación interna de suelos y topografía y 18 parcelas son ribereñas y siguen el curso de los arroyos. Para el estudio de las relaciones entre el conjunto de palmeras y las variaciones ambientales, fueron recogidos datos de muestras de la superficie de suelo y se hicieron análisis granulométricos (porcentajes de limo, arena y arcilla), macro y micronutrientes (pH, Ca, Mg, P, K, Fe, Al, Mn, Zn). Las condiciones hidrológicas locales fueron medidas por la distancia de los arroyos más cercanos y el gradiente vertical de drenaje fue medido por la profundidad de la hoja de la tabla de agua. La profundidad de la camada fue medida cada dos metros a lo largo de la línea central de cada parcela. La estructura y composición florística de las palmeras y los factores relacionados a ella fue evaluada. Se estudió la relación entre palmeras y gradiente de suelo, topografía, elevación y profundidad de la camada local, evaluando los factores más importantes para palmeras del dosel y subdosel forestal y cómo las variaciones en pequeña escala alteran la respuesta de las especies a las condiciones ambientales. La comunidad demostró correlación positiva con las variables de contenido de limo, fósforo, suma de bases y distancia del arroyo, demostrando que el reemplazo de especies está vinculado a condiciones locales. El estudio de la relación entre las palmeras y el gradiente hidrológico fue evaluado en base al monitoreo de la capa freática, distancia del agua y cómo las especies se comportan según las variaciones de las condiciones hídricas locales. El agua es un factor importante para la colonización de las especies de palmeras y las afecta de forma distinta, de acuerdo con el tamaño de las especies. Por fin, se evaluó cómo el conjunto de palmeras responde a la variación temporal por el análisis de las tasas de mortalidad y la repoblación de las especies. Los principales gradientes relacionados con las tasas de mortalidad de palmeras en el área fueron altitud, y distancia del agua. La repoblación fue fuertemente influenciada por el contenido de limo y la distancia del agua.

Palabras claves: palmeras, hidrologia, interflúvio Purus-Madeira, ESEC Cuniã.

Índice de figuras

Figura 1 – Localização da área de estudo.....	25
Figura 2 – Parcelas de terra firme.....	27
Figura 3 – Parcelas ripárias	27
Figura 4 – Instalação de piezômetros.	29
Figura 5 – MDS- assembleia de palmeiras ESEC Cuniã – dados de densidade total.	36
Figura 6 – MDS assembleia de palmeiras ESEC Cuniã - dados de presença/ausência.....	36
Figura 7 –Classificação por Twinspan: espécies preferenciais e autovalores nas divisões.	38
Figura 8 – Teste de Mantel para dados de 48 parcelas na ESEC Cuniã.....	39
Figura 9 – Análise de componentes principais para dados de solo.	49
Figura 10 – Parcelas ordenadas por silte (%).	50
Figura 11 – Parcelas ordenadas por areia (%).	51
Figura 12 – Parcelas ordenadas por argila (%).	52
Figura 13 – Regressões múltiplas: densidade total.....	53
Figura 14 – Regressões múltiplas: palmeiras do dossel.	54
Figura 15 – Regressões múltiplas: palmeiras do subdossel.....	55
Figura 16 – Parcelas ordenadas por SB.	56
Figura 17 – Parcelas ordenadas por P.....	57
Figura 18 – Parcelas ordenadas por CTC.	58
Figura 19 – Resultados gráficos das regressões múltiplas: SB.	59
Figura 20 – Resultados gráficos das regressões múltiplas: P.	59
Figura 21 – Resultados gráficos das regressões múltiplas: CTC.	60
Figura 22 – Parcelas ordenadas por profundidade (cm) de liteira.	61
Figura 23 – Composição quantitativa e qualitativa de espécies.	74
Figura 24 – Relação entre assembleia de palmeiras (Eixo 1MDS) com profundidade do lençol freático.	75
Figura 25 – Parcelas ordenadas pela distância do igarapé.....	76
Figura 26 – Correlações do lençol freático.....	77
Figura 27 – Valores de HAND.	77
Figura 28 – Teste de Anosin mostrando a variação na composição espacial de palmeiras entre parcelas riparias (R) e de terra firme (T).	78

Figura 29- Taxas de mortalidade e recrutamento em 48 parcelas na ESEC Cuniã. TM= taxa de mortalidade e TR= a taxa de recrutamento.	88
Figura 30 – Análise discriminante para taxas de mortalidade e recrutamento por parcela para Assembleia de palmeiras na ESEC Cuniã.	92
Figura 31- Análise discriminante para taxas de mortalidade e recrutamento por espécie em assembleia de palmeiras na ESEC Cuniã.	94
Figura 32 – Regressão para taxas de mortalidade e recrutamento.	96
Figura 33 – Resultados das análises de árvore de regressão e mortalidade para taxas de mortalidade e recrutamento por espécie em assembleia de palmeiras na ESEC Cuniã.	97

Índice de tabelas

Tabela 1 – Espécies de palmeiras identificadas em 48 parcelas permanentes na Estação Ecológica do Cuniã.....	34
Tabela 2 – Valores de média, desvio padrão (DP), máximo e mínimo para pH, nutrientes e porcentagem de granulometria, por tipo de solo encontrado nas 48 unidades amostrais estudadas na ESEC Cuniã, Porto Velho, RO.	48
Tabela 3 – Matriz de correlação de Pearson para dados de granulometria e nutrientes do solo de 48 parcelas permanentes da ESEC Cuniã.	48
Tabela 4 – Taxas de Mortalidade e Recrutamento calculadas por parcela.....	89
Tabela 5 – Taxas de mortalidade e recrutamento calculadas por espécie.	90
Tabela 6 – Modelos de regressão múltipla testados.	91
Tabela 7 – Autovalores e autovetores correspondentes à análise discriminante aplicada aos valores de palmeiras da ESEC Cuniã.	93
Tabela 8 – Autovalores e autovetores correspondentes à análise discriminante aplicada aos valores de palmeiras da ESEC Cuniã.	94

Sumário

1	Introdução geral	14
1.1	Revisão bibliográfica	17
1.1.1	Relação solo e topografia sobre a distribuição de palmeiras	17
1.1.2	Relação entre hidrologia e distribuição das espécies de palmeiras (<i>Arecaceae</i>).	19
1.1.3	Taxas de mortalidade e recrutamento em palmeiras	21
1.2	Objetivos	22
1.2.1	Objetivo Geral	22
1.2.2	Objetivos específicos	22
1.2.3	Justificativa	23
1.3	Material e métodos.....	24
1.3.1	Área de estudo	24
1.3.2	Desenho amostral.....	25
1.3.3	Levantamento florístico estrutural.....	26
1.3.4	Coleta de solo e medidas de liteira	28
1.3.5	Medidas hidrológicas.....	29
1.3.6	Análise dos dados	29
2	Estrutura e composição florística de palmeiras na ESEC Cuniã, Porto Velho – RO	30
2.1	Introdução: composição florística.....	30
2.2	Material e métodos: composição florística	31
2.3	Análise dos dados: estrutura e composição florística	32
2.4	Resultados: composição florística.....	34
2.5	Discussão: composição florística.....	39
2.6	Conclusão: composição florística	43
3	Efeito de variáveis ambientais sobre a composição e padrões de distribuição de palmeiras (<i>Arecaceae</i>) na ESEC Cuniã	44
3.1	Introdução: variáveis ambientais	44
3.2	Material e métodos: variáveis ambientais	46
3.3	Resultados: variáveis ambientais	47
3.4	Discussão: variáveis ambientais	62
3.5	Conclusão: variáveis ambientais.....	66
4	Importância das condições hidrológicas na distribuição de palmeiras (<i>Arecaceae</i>) na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira	68
4.1	Introdução: condições hidrológicas	68
4.2	Material e métodos: condições hidrológicas	71
4.3	Resultados: condições hidrológicas	73
4.4	Discussão: condições hidrológicas	78
4.5	Conclusão: condições hidrológicas.....	82
5	Relação entre fatores ambientais e as taxas de mortalidade de palmeiras na ESEC Cuniã – interflúvio Purus-Madeira	83
5.1	Introdução: fatores ambientais	83
5.2	Material e métodos.....	85
5.2.1	Taxas de mortalidade.....	85
5.3	Resultados: fatores ambientais.....	88
5.4	Discussão: fatores ambientais	98

5.5	Conclusão: fatores ambientais	104
	Referências	105

1 Introdução geral

A expressiva biodiversidade das áreas de selvas tropicais como a Amazônia abriga ampla variedade de tipologias florestais, o que contribui para a alta diversidade biológicas daquelas áreas. Para a região amazônica, estão registradas 23 unidades biogeográficas, denominadas de ecorregiões, com características próprias (INPE, 2000). A megadiversidade desses locais é importante para o equilíbrio ecológico global e regional. Porém, apesar desses fatores, as florestas tropicais amazônicas continuam pouco exploradas do ponto de vista científico e de conhecimento da riqueza e diversidade de espécies. A grande extensão geográfica, o difícil acesso às áreas mais distantes e o crescente avanço nas taxas de desmatamento são fatores negativos para a biodiversidade regional.

Como esforço para ampliar o conhecimento da biodiversidade tropical, pesquisadores têm centrado esforços para explicar os fatores relacionados à dinâmica das florestas tropicais amazônicas. Nesse processo, o interflúvio Purus-Madeira tem ganhado destaque com estudos de diversos grupos de plantas. O interflúvio compreende grande extensão de terra entre aqueles rios, com ampla heterogeneidade de ambientes e diferentes paisagens que resultam em grande variação de condições ambientais mesmo em áreas próximas.

O interflúvio está sobre forte pressão, com rápida diminuição das paisagens naturais, intensificada pelos processos de mudança do uso da terra, como a troca da agricultura de subsistência pelo agronegócio, por exemplo, o cultivo de soja e arroz em áreas de campo de Humaitá (AM) e de arroz, soja, cana e, mais recentemente, eucalipto em Rondônia. A implantação de grandes empreendimentos como as hidrelétricas de Santo Antônio e Jirau no rio Madeira, também são fatores relevantes para o aumento do desmatamento devido ao crescimento populacional em curto intervalo de tempo. Além disso, a reabertura de estradas, como a BR319 e a interligação da BR174, contribuem para o aumento das taxas de desflorestamento e alterações das paisagens naturais no interflúvio.

Devido à expansão da ocupação humana na região, a necessidade de ampliar o conhecimento sobre a biodiversidade daquelas áreas cresceu; porém, muitos grupos seguem desconhecidos. No estado de Rondônia, algumas formações nunca receberam levantamento das espécies presentes e dados da diversidade beta jamais foram catalogados. É, portanto, urgente que mais estudos da biodiversidade local e regional sejam feitos.

Os estudos realizados recentemente estão buscando ir além, em esforço de ampliar o conhecimento da biodiversidade regional. Na última década, além dos levantamentos florísticos, pesquisadores estão centrando estudos na investigação de fatores ecológicos que afetam a distribuição de espécies vegetais. Por exemplo, condições climáticas e história natural de cada local.

Entre tais fatores, as relações entre a hidrologia, solo e a distribuição de espécies são dos processos relativamente bem documentos na literatura científica (GIEHL; JARENKOW, 2008); (OLIVEIRA et al., 2008; RIBEIRO, 1981) e objeto de intenso debate na ecologia e biogeografia (MITTELBACH et al., 2007; RICKLEFS, 2005). No entanto, apenas recentemente, o estudo das relações funcionais entre a vegetação e o comportamento hidrológico está recebendo abordagem integrada. As relações diretas e indiretas entre hidrologia e vegetação permitem avaliar as variações na estrutura florestal e, conseqüentemente, a distribuição das espécies em diversas escalas.

O estabelecimento de relações funcionais entre parâmetros estruturais e florísticos da vegetação e hidrologia podem prever estrutura e composição florística. A partir de parâmetros hidrológicos facilmente mensuráveis, pode-se prever a resposta das comunidades vegetais a mudanças nas condições hidrológicas originais.

O estudo das relações entre ambiente e vegetação tem sido focado em grupos de relevante interesse ecológico. Entre eles, a família das palmeiras (Arecaceæ) destaca-se por sua importância para a composição da estrutura da vegetação pela amplitude e presença em diversas tipologias florestais sendo, portanto, grupo chave para estudos de composição e dinâmica das florestas da região, principalmente nas áreas de interflúvio.

O conhecimento sobre a distribuição e funcionamento das espécies na área é ainda pouco avançado. Segundo Smith et al. (1993), 33 % das espécies de palmeiras do mundo são consideradas ameaçadas. Muitas espécies de palmeiras não se regeneram em áreas abertas, por exemplo, áreas de exploração madeireira e ou desmatamento extensivo (CARVALHO; FERREIRA; LIMA, 2010; PEDERSEN, 1994). Estudos (SCARIOT, 1999; SVENNING, 1998) mostram que em áreas com diferentes graus de perturbação humana e áreas de fragmentos florestais, espécies de palmeiras são afetadas negativamente, enquanto outras espécies são beneficiadas, o que pode estar relacionado ao caráter de desenvolvimento rápido e ou tardio de cada uma. Além disso, estudos de espécies úteis também vêm mostrando que alterações no ambiente,

como exploração intensiva, pode induzir resposta negativa sobre espécies de palmeiras em florestas tropicais (BASNET, 1992; MACÍA et al., 2011; MANZI; COOMES, 2009).

Como uma das famílias botânicas mais utilizadas pelo homem na região e dada sua importância ecológica, este estudo objetivou ampliar o conhecimento das relações entre a dinâmica hidrológica e edáfica e os padrões estruturais das assembleias de palmeiras na Estação Ecológica do Cuniã, dentro do interflúvio Purus-Madeira.

Vista a expectativa de ocupação acelerada da região nos próximos anos, é urgente o desenvolvimento de pesquisas que permitam conhecer os recursos naturais, procurando dar subsídios para o uso e manejo de recursos florestais e, em paralelo, minimizar os impactos da utilização destes recursos.

Levando-se em consideração esses aspectos, buscou-se responder às seguintes questões sobre o tema:

1. Como as palmeiras estão estruturadas e quais os fatores relacionados à composição e distribuição de palmeiras no ESEC Cuniã?
2. Como os gradientes de solo e topografia estão afetando a dinâmica das populações de palmeiras localmente?
3. Qual a relação entre o padrão estrutural da assembleia de palmeiras e as condições hidrológicas presentes no local?
4. Variações nas condições climáticas locais afetam as taxas de mortalidade e recrutamento de espécies?

Esta tese está dividida em cinco capítulos. O próximo fará a abordagem geral sobre a estrutura e composição de palmeiras na Estação Ecológica do Cuniã. O capítulo seguinte aborda a relação entre palmeiras e o gradiente de solo, topografia, altitude e profundidade de liteira local. Para isto, foram realizadas coletas do solo em toda área e feita análise granulométricas e de nutrientes. Estudos em florestas tropicais já evidenciaram que o solo é fator relevante para os padrões de distribuição das espécies, aqui discutimos como este fator afeta em pequena escala, espécies do dossel e do subdossel além de discutir a variação em diferentes tipos de solo, mesmo em áreas próximas. O quarto capítulo aborda a implicação do gradiente hidrológico sobre as espécies de palmeiras na ESEC Cuniã, com base em dados de profundidade do lençol freático analisamos como as espécies de porte diferentes respondem a flutuação da água no solo e a distância do corpo d'água mais próximo. O quinto e último capítulo da tese abordada como

as populações de palmeiras respondem a variação temporal através da análise das taxas de mortalidade e recrutamento das espécies.

1.1 Revisão bibliográfica

1.1.1 Relação solo e topografia sobre a distribuição de palmeiras

A distribuição das espécies vegetais na Amazônia está relacionada a uma série de fatores que são resultado da heterogeneidade ambiental que caracteriza a região. Com ampla variação topográfica mesmo entre áreas próximas, o relevo torna-se um gradiente para a distribuição dos grupos vegetais, em especial, aqueles mais suscetíveis às micro variações ambientais. A composição e tipo de solo, como descrito em vários estudos (SOLLINS, 1998; SOUSA, 2007; BISPO, VALERIANO e KUPLICH, 2009), também é fator determinante na abundância e frequência das espécies.

Os efeitos das variáveis abióticas podem ainda variar entre diferentes grupos taxonômicos ou funcionais (PANSONATO, 2011). Por exemplo, (COSTA, MAGNUSSON e LUIZAO, 2005) compararam três grupos de plantas herbáceas (pteridófitas, marantáceas e zingiberales) e mostraram a existência de congruências na distribuição de dois grupos ao longo de gradientes topográficos e de nutrientes no solo. Apesar de pertencerem ao mesmo grupo funcional, a resposta de pteridófitas foi mais evidente para as mudanças ambientais. Segundo estudo feito com palmeiras na Amazônia (COSTA et al., 2009) aquelas de dossel e sub-dossel respondem de maneiras diferentes às variáveis ambientais. Variáveis ambientais que são limitantes para grupos de sub-dossel podem não ser para árvores de dossel (WIENS, 1989); portanto, entender como as espécies respondem às variações ambientais locais e regionais requer investigação de grande número de variáveis para a compreensão das correlações entre elas e o comportamento das espécies.

A distribuição de palmeiras (Arecaceæ) na Amazônia tem sido correlacionada principalmente às condições do solo e topografia. Esses fatores afetam o crescimento, dispersão e germinação das espécies nas diversas fitofisionomias existentes na região. Entre eles, os mais estudados estão a topografia, a granulometria e a disponibilidade de água e nutrientes no solo (OLIVEIRA, 2012; VORMISTO, TUOMISTO e OKSANEN, 2004a; YASUHIRO, HIROFUMI e KIHACHIRO, 2004). Jordan (1989) já descrevia as relações entre as variações da topográfica na estrutura geral da floresta. De acordo com o autor, pequenas variações na

topografia afetam o lençol freático, podendo alterar o tipo de solo ao longo de curta distância, com efeito consequente na vegetação.

Em anos posteriores, vários estudos confirmam a influência da topografia na estrutura e dinâmica de espécies vegetais (ANDERSEN et al., 2012; TUOMISTO, 2003; VORMISTO et al., 2000, 2004b). No entanto, a forma como esses fatores agem sobre as espécies em pequena escala ainda segue sem resposta. Estudos apresentam relatos de mudanças na composição de espécies em florestas neotropicais correspondentes à variação nas características do solo ou posição topográfica, tanto local (RUOKOLAINEN e VORMISTO, 2000; SVENNING, 1999; TUOMISTO e POULSEN, 2000; VORMISTO, TUOMISTO e OKSANEN, 2004b) e escalas maiores (CLARK et al., 1995; CLARK e PALMER, 1999; SOLLINS, 1998; TUOMISTO, RUOKOLAINEN e YLI-HALLA, 2003a; TUOMISTO et al., 1995, 2003). O que reforça a hipótese de que o comportamento das espécies está em parte determinado pelas características edáficas e topográficas locais.

Investigações apontam que a variedade das condições do solo na Amazônia está ligada à topografia e exerce influência sobre a composição, a estrutura e os padrões de diversidade da floresta (LESCURE e BOULET, 1985; PÉLISSIER, DRAY e SABATIER, 2002). Na Amazônia Central, a topografia é fortemente correlacionada à textura do solo (CHAUVEL, LUCAS e BOULET, 1987), sendo identificados como um dos conjuntos de fatores mais condicionantes da distribuição de espécies vegetais e da estrutura de suas comunidades, em escalas local e regional (KUBOTA, MURATA e KIKUZAWA, 2004; LIEBERMAN et al., 1985; SOLLINS, 1998). A comunidade de palmeiras, por exemplo, se distribui em três zonas de acordo com as condições hidromórficas do solo: solos bem drenados (platô, topo, vertente), solos pobremente drenados (zona de transição) e solos sazonalmente inundados (igarapés).

O tipo e textura do solo também vêm sendo registrados como fator de determinação de nichos para espécies de acordo com o porte. Souza (2007) descreve relação positiva entre o porte de espécies de palmeiras e gradientes de espessura de liteira e textura do solo. Indicando que o tipo de solo e a quantidade de liteira podem separar as espécies de dossel das espécies do sub-bosque. Esses resultados mostram a importância da investigação mais detalhada do comportamento das espécies em diferentes áreas.

Outros estudos também mostram a resposta de comunidades de palmeiras a gradientes edáficos e a heterogeneidade ambiental associada ao porte da planta (RUOKOLAINEN e

VORMISTO, 2000; SVENNING, 1999; VORMISTO et al., 2000). No entanto, diferenças entre os organismos afetam a escala relativa de investigação, porque variações que são relevantes para espécies de sub-bosque podem não ser essenciais para espécies de dossel (WIENS, 1989). Assim, mesmo dentro da comunidade, as espécies podem responder de maneira diferenciada quanto ao mesmo gradiente. Essas variações nas repostas a algum preditor ambiental, mostram que é preciso avançar nas questões mais restritas e de pequena escala para melhor compreensão dos fatores intervenientes sobre a diversidade de espécies em florestas tropicais.

1.1.2 Relação entre hidrologia e distribuição das espécies de palmeiras (*Arecaceae*).

A disponibilidade de água no solo depende de um conjunto de variáveis como as chuvas, o tipo de solo (mais argiloso ou mais arenoso) e a altitude do terreno, este último como determinante da distância para o lençol freático. Estudos de espécies vegetais têm sido relacionados às características hidrológicas da região como a quantidade de água disponível no solo e distância do corpo d'água mais próximo (MOULATLET et al., 2014a; RIBEIRO, 1981; SOUSA, 2013). A investigação da disponibilidade de água no solo permite integrar suas informações a outras variáveis como condições edáficas e topográficas locais para interpretação do comportamento das espécies frente às variações ambientais.

Para a região do interflúvio Purus-Madeira, a influência da água é fator relevante na determinação das paisagens locais. O padrão de precipitação e ausência de topossequências definidas confere, ao longo do interflúvio, muitos canais de escoamento da água e poças temporárias formadas pela ação de chuvas locais. O que sugere que a variação sazonal afete diretamente as espécies; porém, isto ainda está em investigação.

Essas características ecológicas determinam para a região gradientes hidrológicos e edáficos peculiares a serem estudados. Diversos autores (ZALEWSKI, JANAUER e JOLÁNKAI, 1997; COSTA et al., 1997) têm destacado que relações hídricas indiretas nem sempre permitem entendimento integrado na relação solo-hidrologia-vegetação, sobretudo, a influência de escalas mais finas que atuam nos padrões de diversos grupos de plantas em que predominam micro relevos e a altitude varia muito pouco (SILVERTOWN et al., 1999) necessitam de maiores investigações.

Na Amazônia, as relações entre hidrologia e vegetação têm sido exploradas de maneira indireta a partir da relação entre fatores edáficos ou topográficos e hidrologia do solo

(SOLLINS, 1998). Na ausência de medidas diretas de disponibilidade de água no solo, a textura do solo (COSTA, MAGNUSSON e LUIZAO, 2005; DE CASTILHO et al., 2006; TUOMISTO e CÁRDENAS, 2007; TUOMISTO, RUOKOLAINEN e YLI-HALLA, 2003a; VORMISTO et al., 2000) e a distância relativa aos corpos d'água (DRUCKER, COSTA e MAGNUSSON, 2008a) são associadas a gradientes hidrológicos. Áreas com características hidrológicas similares, de modo geral, compartilham estrutura de vegetação, podendo ter espécies vegetais em comum. Assim também para gradientes edáficos, sobre os quais observam-se mudanças na estrutura mesmo em áreas próximas. As questões sobre a influência dos gradientes hidrológico em pequenas escalas segue pouco explorado.

Segundo Eiserhardt et al., (2011), as inundações periódicas e drenagem do solo têm fortes efeitos sobre a escala de distribuição local palmeiras, bem como sobre a riqueza de espécies de palmeiras em uma escala de paisagem. De acordo com o mesmo autor, não é suficientemente entendido até que ponto esses efeitos são diretos (por exemplo, estresse anaeróbico e seca) ou mediada pela estrutura da vegetação e disponibilidade de luz, refletindo principalmente um dossel mais aberto em áreas alagadas (KAHN e DE CASTRO, 1985; SCARIOT, OLIVEIRA FILHO e LLERAS, 1989; SVENNING, 2000). Curiosamente, algumas espécies apresentam diferentes preferências hidrológicas em condições distintas.

Portanto, apesar do consenso sobre a importância da relação entre vegetação e hidrologia, a investigação das relações entre a distribuição de palmeiras e os fatores ambientais a elas associados tem mostrado que existem lacunas no conhecimento do grupo como: a variedade na composição local das espécies pode ser resultado da topografia, da hidrologia, ou destes fatores combinados? Até onde o solo é fator determinante para a distribuição das espécies? Em relação à hidrologia, as espécies respondem de forma distinta as variações locais de acordo com o porte das espécies?

Sobre esta última questão, alguns trabalhos já mostram evidências do crescimento de acordo com o porte (por exemplo, dossel e subdossel) pode ser diferencialmente afetada pela hidrologia (KAHN e DE CASTRO, 1985; SVENNING, 2000), mas ainda são necessários novos estudos sobre o tema. Para Eiserhardt et al., (2011), no que diz respeito à diversidade, as comunidades de palmeiras em áreas úmidas possuem riqueza de espécies inferior de comunidades de palmeiras de florestas não inundadas, pelo menos na Amazônia. Porém, mais uma vez, observa-se que a hidrologia pode afetar as espécies de palmeiras em conjunto a outros aspectos

do ambiente como a pressão de herbívora (PACHECO, 2001), mas isso, de novo, requer investigação mais aprofundada (EISERHARDT et al., 2011b).

A partir do comportamento da vegetação influenciada diretamente pelo acúmulo das águas da chuva e da drenagem do solo, é possível estabelecer cenários de mudança frente às variações climáticas, de estrutura e padrões de distribuição das espécies (MARENGO et al., 2008; TOMASELLA et al., 2003). A realização de estudos que visam abordagens integradas entre as relações funcionais das espécies de palmeiras e o comportamento hidrológico local pode ser peça chave para estudo da dinâmica de florestas no interflúvio Purus-Madeira.

1.1.3 Taxas de mortalidade e recrutamento em palmeiras

O estudo da dinâmica de populações em áreas tropicais tem sido tema de debate e crescido exponencialmente nos últimos anos (PHILLIPS et al. 1994; SHEIL et al., 1995). No entanto, muitos grupos possuem pouca ou nenhuma informação sobre taxas de mortalidade e recrutamento de suas populações. Os estudos usam metodologias distintas, tornando a comparação incerta. Além das variações metodológicas, o intervalo de tempo entre os levantamentos também pode interferir nas taxas, levando a variações no resultado final (SHEIL e MAY, 1996).

As taxas de mortalidade e recrutamento podem ser bem variadas em árvores de florestas tropicais (BROKAW, 1982), porém, há evidências de que o registro por longos períodos pode fornecer dados das estimativas confiáveis para populações investigadas. Estudos mostram que a morte de plantas na floresta pode ser resultado de uma série de fatores como idade, supressão, doenças e pragas, tempestades, grandes enchentes ou longos períodos de estiagem, fogo exploração florestal entre outros (LIEBERMAN e LIEBERMAN, 1987; SANQUETTA et al., 1996; e CARVALHO, 1999).

Para o grupo das palmeiras, informações sobre suas taxas de mortalidade e recrutamento são escassas. A maior parte dos estudos leva em consideração apenas espécies das quais é possível medir o DAP (diâmetro a altura do peito) com fuste a 1,30 metros do solo, no entanto, muitas espécies de palmeiras não desenvolvem estipe ou possuem caules subterrâneos e, por isso, são frequentemente excluídas de levantamentos em que o critério de inclusão é feito pelo diâmetro dos caules.

Dados mostrados por (COX et al., 2008; MARENGO et al., 2009, 2008) apresentam vários modelos de mudanças climáticas nos quais preveem aumento da frequência e intensidade

de secas e precipitações extremas na Amazônia. A concretização dessas previsões deve levar à perda de biodiversidade, aumento das emissões de carbono e acentuação do efeito estufa, com reflexos sobre o clima e os regimes de chuva em escala regional (LAURANCE et al., 2001; LEWIS et al., 2011; MARENGO et al., 2008, 2011; NEPSTAD et al., 2007). No entanto, nenhum desses trabalhos está baseado no comportamento de palmeiras.

Estudos realizados na América do Sul (UH et al. 1988, KORNING, 1994) e América Central (LIEBERMAM e LIEBERMAM 1987, HUBBELL e FOSTER 1986 e CONDITA et al. 1995; 2004) indicam que as mudanças e flutuações na estrutura da floresta seguem um padrão em florestas tropicais. Os estudos mostram a constância dos parâmetros estruturais, como densidade, área basal e número de espécies, que flutuam em torno de valor médio ao longo do tempo. Este padrão é mantido pelo balanço entre mortalidade e recrutamento de árvores (LIEBERMAM e LIEBERMAM 1987). Para Condit et al. (1992 e 2004) a mortalidade e o recrutamento podem ser modificados por distúrbios intensos como secas furacões, podendo retornar ao valor médio em seguida.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo Geral

- ✓ Investigar os efeitos de variáveis ambientais e hidrológicas nos padrões de distribuição de palmeiras na Estação Ecológica do Cuniã (interflúvio Purus-Madeira), Porto Velho, Rondônia.

1.2.2 Objetivos específicos

- ✓ Descrever a estrutura e composição da comunidade de palmeiras e os fatores a eles relacionados;
- ✓ Determinar como os gradientes de solo e topografia e liteira estão afetando a dinâmica das populações de palmeiras de dossel e subdossel no local;
- ✓ Verificar a disponibilidade de água no solo e a relação da quantidade de água com a estrutura, densidade e distribuição de espécies de palmeiras (*Arecaceae*);
- ✓ Explicar como as variações nas condições climáticas locais afetam as taxas de mortalidade e recrutamento de espécies.

1.2.3 Justificativa

Relações entre a hidrologia e a distribuição de espécies vegetais são processos relativamente bem documentados na literatura científica (GIEHL e JARENKOW, 2008; OLIVEIRA et al., 2008; RIBEIRO, 1981). No entanto, apenas recentemente, o estudo das relações funcionais entre a vegetação e o comportamento hidrológico tem recebido abordagem integrada. As relações diretas e indiretas entre hidrologia e vegetação permitem avaliar as variações na estrutura florestal e, conseqüentemente, a distribuição das espécies em diversas escalas.

Atualmente, o ambiente amazônico está sob forte influência de diversos processos de mudança na paisagem visando seu uso e ocupação. A distribuição dos recursos naturais está relacionada à abundância e à forma pela qual são utilizados pelas populações.

Diversos processos antrópicos que podem influenciar diretamente o funcionamento do ecossistema amazônico têm se intensificado nos últimos anos na região do interflúvio Purus-Madeira. A fragmentação da paisagem devido à conversão agrícola, a exploração de madeira, a implantação de pastagens, o uso do fogo, da mecanização ou o plantio direto e ainda os efeitos das mudanças climáticas.

A utilização da terra, sem prévio estudo das características hidrológicas, pode levar a acelerado desgaste dos recursos nele existente. Dessa forma, o conhecimento da relação existente entre solo, hidrologia e vegetação pode ser importante fator para ações de implantação de novas áreas de conservação e de manejo sustentável madeireiro e não madeireiro.

O estabelecimento de relações funcionais entre parâmetros estruturais e florísticos da vegetação e hidrologia podem prever estrutura e composição florística em áreas ainda desconhecidas a partir de parâmetros hidrológicos facilmente mensuráveis e prever a resposta das comunidades vegetais a mudanças nas condições hidrológicas originais.

Estudos nesse sentido são muito recentes e, na região do interflúvio Purus-Madeira, tais propostas começam a ser implantadas. O crescente uso dos recursos florestais e da terra têm sido influenciados pela abertura e reabertura de estradas como a BR 319 que liga Porto Velho a Manaus, facilitando o acesso a regiões ainda pouco exploradas. A repavimentação e recuperação têm gerado aumento no processo de ocupação de áreas em seu entorno (FEARNSIDE e GRAÇA, 2006).

Recentemente, um mosaico de unidades de conservação estaduais e federais foi proposto para a região. No entanto, essas unidades estão concentradas em uma porção única do interflúvio Purus-Madeira e, em sua maioria, são unidades de uso direto (reservas extrativistas e de uso sustentável). No processo de definição de tais unidades, poucas informações biológicas foram usadas, devido à carência de informações científicas na região. Esse quadro, somado à intensificação do processo de ocupação de novas fronteiras para a região do interflúvio, reforça a necessidade de pesquisas que permitam o conhecimento mais acurado de seus recursos naturais, objetivando subsídios para o uso e manejo.

A família *Arecaceae* possui importância significativa para a composição da estrutura da vegetação e entre a reconhecida riqueza e diversidade das florestas amazônicas; destacam-se pela amplitude e presença em diversas tipologias florestais, é um grupo chave para estudos de composição e dinâmica das florestas da região principalmente nas áreas de interflúvio.

Assim, tendo em vista a expectativa de ocupação acelerada da região nos próximos anos, é urgente o desenvolvimento de pesquisas que permitam conhecer melhor os recursos naturais, procurando dar subsídios para o uso e manejo de recursos florestais e, em paralelo, minimizar os impactos da utilização destes recursos.

Nesse contexto, o presente estudo teve por objetivo realizar o levantamento florístico/estrutural e detectar, por meio de abordagem integrada, as relações entre a dinâmica de solo, hidrológica e os padrões estruturais das assembleias de palmeiras em um trecho do interflúvio Purus-Madeira na ESEC Cuniã localizada na BR 319, no município de Porto Velho-RO. O estudo visa contribuir para o conhecimento mais adequado das palmeiras na região, tendo em vista estudos que permitam extrapolações mais seguras sobre a utilização dos recursos florestais dentro e fora de unidades de conservação na Amazônia, visando integrar ações relacionadas a componentes específicos da diversidade biológica, em cadeias funcionais da produção de conhecimento, dedicando-se ao estudo da biodiversidade tropical.

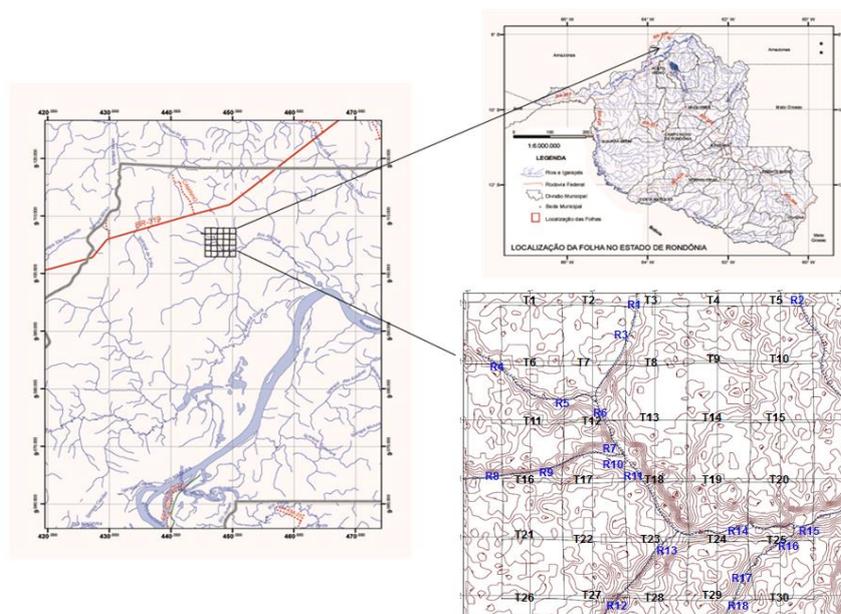
1.3 Material e métodos

1.3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica do Cuniã – ESEC Cuniã (figura 1), localizada ao norte do Estado de Rondônia, no município de Porto Velho. A geomorfologia da região

é caracterizada pela presença de grandes interflúvios tabulares com topografia plana e altitudes variando entre 60 e 90 metros, possui extensa rede de igarapés que cortam a reserva (PPBio). A vegetação caracteriza-se por área de transição entre as florestas densas, abertas e áreas de campinaranas.

Figura 1 – Localização da área de estudo



Destaque para a Grade de amostragem de 25 Km² onde foram instaladas 48 parcelas permanentes, sendo 30 de Terra-firme (T) e 18 Ripárias (R), na Estação Ecológica do Cuniã em Porto Velho, Rondônia, Brasil.

1.3.2 Desenho amostral

A ESEC Cuniã possui grade de amostragem padrão de 25km² instaladas com base nas recomendações do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBIO), que estabelece inventários e coletas padronizadas seguindo o método RAPELD (MAGNUSSON et al., 2005).

O método consiste na amostragem utilizando grade padrão onde estão instaladas 12 trilhas de 5 km de comprimento, seis no sentido norte-sul e seis no sentido leste-oeste.

No sentido leste-oeste, adjacentes às trilhas, foram instaladas 30 parcelas de terra-firme permanentes de 250 m com largura variável, orientadas no sentido norte-sul (MAGNUSSON et al., 2005). Todas as parcelas foram instaladas seguindo a curva de nível do terreno de forma a minimizar as variações na amostragem.

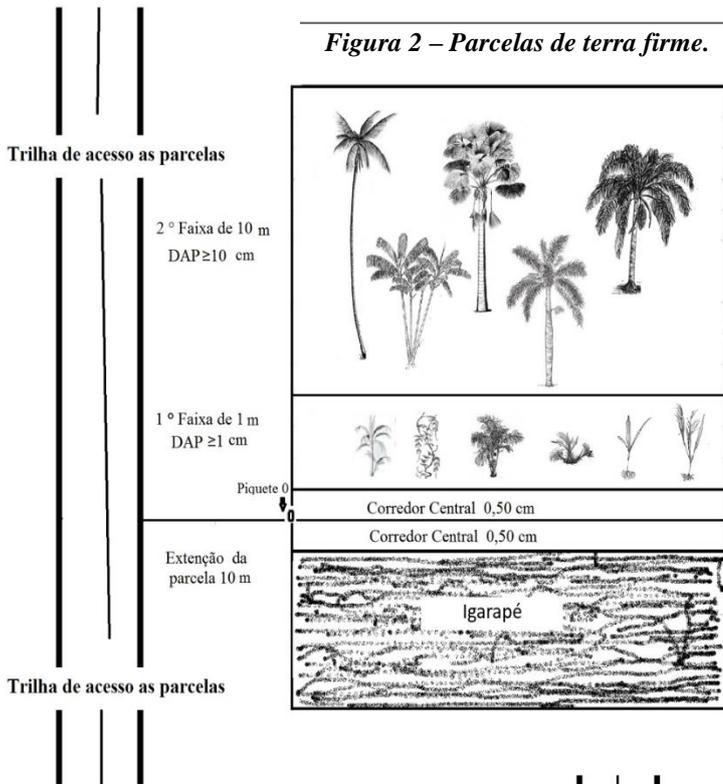
Seguindo as diretrizes dos protocolos de instalação de unidades amostrais do Programa de pesquisa em Biodiversidade, foram instaladas, segundo protocolo disponível em

<<http://ppbio.inpa.gov.br/instalacao/riparias>>, 18 parcelas permanentes em área ripária na ESEC Cuniã. Cada parcela possui 250 m de comprimento, divididos por piquetes em segmentos de dez metros ao longo da linha de demarcação que foi instalada na margem direita do curso d'água em direção à nascente (montante). Essas parcelas são sempre instaladas do ponto de intersecção entre trilha principal da grade ou módulo com curso d'água. A largura das parcelas é determinada conforme a largura do vale e de acordo com o grupo de organismos a serem estudados. Os azimutes foram medidos entre cada par de piquetes, ao longo de toda a linha central de cada parcela. Mediu-se também o ângulo entre o piquete na trilha de acesso (que marca a posição a partir da qual a parcela é traçada) e o piquete inicial da parcela. As medidas foram feitas com uma bússola modelo profissional tipo Militar K4074, Marcha. Para cada medição, um observador posicionou-se com uma vareta reta posicionada sobre o primeiro piquete e mirou com a bússola uma segunda vareta posicionada sobre o segundo piquete. O mesmo procedimento foi repetido para todos os segmentos. Também foram medidas as coordenadas geográficas no ponto inicial das parcelas.

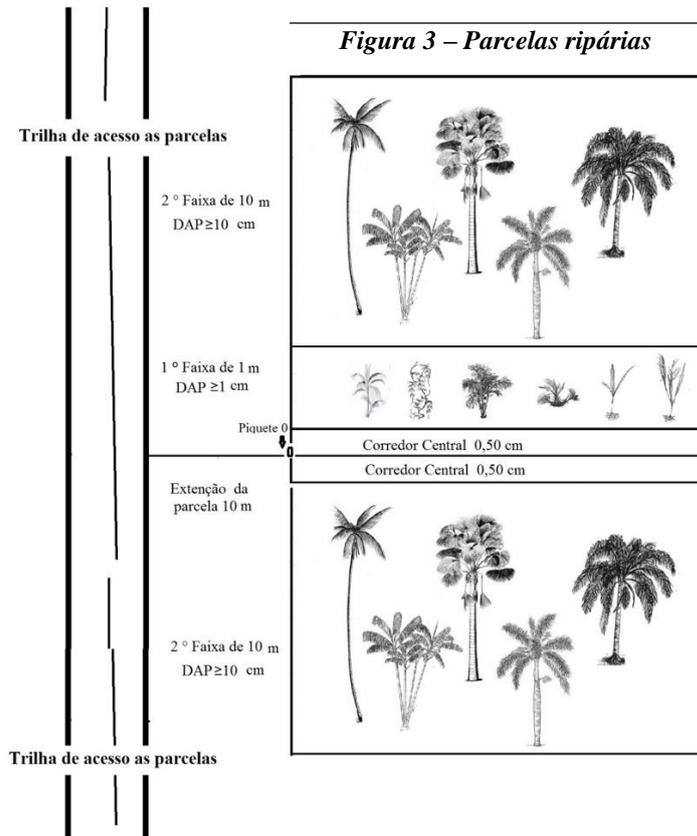
1.3.3 Levantamento florístico estrutural

Para o estudo da assembleia de palmeiras, foram usados os protocolos de amostragem padronizados para biodiversidade. O levantamento das espécies foi realizado nas 48 parcelas permanentes instaladas na grade de amostragem padrão em área total de 25km². Das 48 unidades, 30 são terra-firme e 18 parcelas estão instaladas ao longo do curso d'água, nesse estudo usamos a denominação de ripárias. As parcelas de terra-firme seguem a curva de nível do terreno para minimizar os efeitos da variação sobre a comunidade amostrada. As unidades ripárias foram instaladas em 250 metros ao longo do curso dos igarapés a dois metros da margem.

O levantamento das espécies de palmeiras foi realizado usando duas faixas de amostragem com distâncias e critérios de inclusão específicos. A primeira com 1,50 m por 250 m, com o levantamento de todos os indivíduos com altura igual ou maior a 1 m, ou DAP (diâmetro a altura do peito) igual ou maior a 1 cm. Nas espécies acaules, foi anotado o número de folhas de cada planta. Para altura, foi medido o tamanho da maior folha. Na segunda faixa de 10,50 m por 250 m, foram amostradas as plantas com DAP igual ou superior a 10 cm. O esquema de amostragem do levantamento florístico das palmeiras pode ser observado nas figuras 2 e 3.



Esquema representativo das faixas de amostragem usadas para o levantamento das espécies de palmeiras na ESEC Cuniã, Porto Velho, Rondônia, Brasil. À esquerda, esquema das faixas usadas para parcelas permanentes de terra firme, abaixo, esquema das faixas usadas para parcelas permanentes em áreas ripárias. Adaptação: A. F. Sampaio.



A identificação das espécies foi feita a partir da consulta de literatura especializada e por meio de chaves de identificação. A identificação foi feita até o menor nível taxonômico possível. As amostras das espécies coletadas com material fértil estão depositadas no herbário da Universidade Federal de Rondônia. Para realizar o estudo da dinâmica das espécies na área, foram realizados dois levantamentos das espécies entre os períodos de 2010 e 2014.

1.3.4 Coleta de solo e medidas de liteira

As amostras de solo foram coletadas na profundidade de 0-10 cm, em intervalos de 50 m ao longo dos 250 m da linha central de cada parcela. Cada amostra foi coletada com o auxílio de uma pá de aço inoxidável, depois de removida a camada de liteira e homogeneizada formando uma amostra composta, contendo aproximadamente 500 gramas e acondicionadas em um saco plástico único.

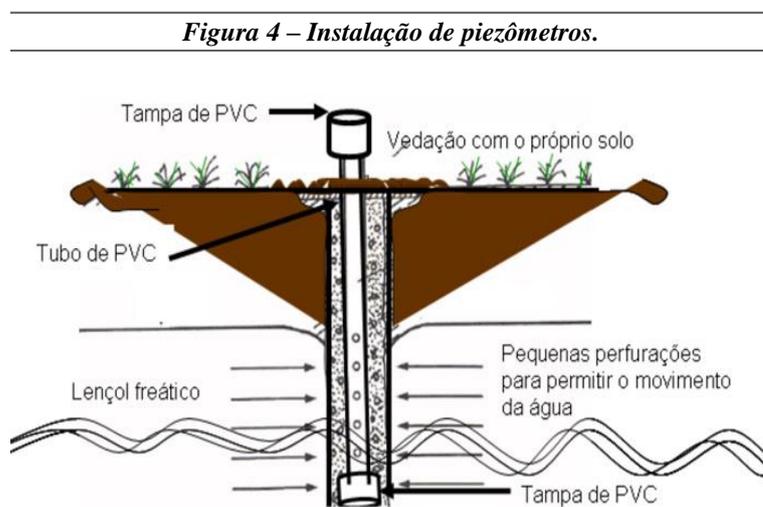
As análises foram realizadas no Laboratório Temático de Solos e Plantas do Instituto Nacional de Pesquisas na Amazônia – INPA. O solo foi seco em estufa, depois destorroado e peneirado em malha de 2 mm. As amostras foram submetidas a análises físicas de granulometria (porcentagem de silte, areia grossa e argila) e químicas de pH, macronutrientes (C, N, P, bases trocáveis de K^+ , Ca^{2+} e Mg^{2+}) e micronutrientes (Fe, Zn e Mn) essenciais. A leitura do pH foi realizada em água. Para a determinação do cálcio (Ca) e magnésio (Mg) foi utilizada a solução extratora de KCl mol. L⁻¹ e, para a análise do fósforo, potássio e micronutrientes utilizou-se a solução de duplo ácido (*Mehlich 1*). A determinação do carbono orgânico foi realizada pelo método *Walkley e Black* e o nitrogênio total pelo método *Kjeldahl*. Todos os métodos utilizados foram seguidos de acordo com o manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes da EMBRAPA (1999). Bases trocáveis ou capacidade de troca de cátions (CTC) é a capacidade que tem um solo de reter ou liberar nutrientes para serem absorvidos e aproveitados pelas plantas. A quantidade de cátions (alumínio, hidrogênio, cálcio, magnésio e potássio) que o solo é capaz de reter é muito variável. Trata-se propriamente de fenômeno de retenção de íons e moléculas da solução do solo armazenados na superfície das partículas sólidas e, ocasionalmente, podem passar para a solução do solo e daí são absorvidos pelas plantas (EMBRAPA, 1997).

A espessura da liteira foi medida ao longo do eixo principal da parcela, a cada dois metros. Um bastão de metal graduado de dois milímetros de diâmetro foi forçado através da camada de folhas, tomando o devido cuidado para não as compactar, até atingir a superfície do solo. As folhas de palmeiras foram consideradas nas medições.

A média das distâncias entre o solo e a camada superior de folhas de todos os pontos foi considerada o valor de espessura da liteira para a parcela.

1.3.5 Medidas hidrológicas

Para o monitoramento da profundidade do lençol freático, foi instalado no início de cada parcela um piezômetro com profundidade máxima de sete metros. Para a perfuração, foi cavado um poço com o auxílio de um trado holandês. O piezômetro consiste em um cano de PVC de ½ polegada perfurado na porção inferior. A extremidade inferior do piezômetro é revestida por uma malha fina de poliéster presa com braçadeira de plástico para evitar entupimento dos orifícios. Cada piezômetro foi vedado com uma tampa de PVC para evitar a entrada de água da chuva ou outros itens indesejáveis e recebeu uma perfuração lateral na parte superior para evitar que a pressão interna do cano afete o equilíbrio na profundidade da água no solo e dentro do piezômetro. A figura 4 mostra o modelo de instalação dos piezômetros usados no estudo.



Esquema demonstrativo de instalação de piezômetros instalados em 30 parcelas de terra firme na ESEC Cuniã para monitoramento da profundidade do lençol freático. Adaptado de Freitas, 2012.

O monitoramento dos piezômetros foi realizado periodicamente em intervalos de 30 dias, ao longo de 12 meses. Os dados obtidos foram associados às taxas de recrutamento e morte das palmeiras de forma relacionar a dinâmica de comportamento das populações de palmeiras com as variações hídricas e edáficas presentes na área.

1.3.6 Análise dos dados

As análises estatísticas e tratamentos de dados empregados nos resultados obtidos foram descritos detalhadamente nos capítulos que seguem.

2 Estrutura e composição florística de palmeiras na ESEC Cuniã, Porto Velho – RO

2.1 Introdução: composição florística

A estrutura e composição florística de uma região é reflexo da diversidade biológica e das interações entre as espécies. Em florestas tropicais, a estrutura florística de algumas áreas é determinada pela presença de grupos de plantas, considerados mediadores para a posterior colonização de espécies tardias. Entre elas temos as herbáceas, cipós e palmeiras – presentes as últimas em quase todas as formações vegetais da Amazônia (IBGE, 2012), sendo consideradas importantes para os processos sucessionais em florestas tropicais.

A Estação Ecológica do Cuniã (ESEC Cuniã) está localizada entre os estados de Rondônia e Amazonas e dentro do interflúvio Purus-Madeira. Inserida em área de encaves ecológicos, a ESEC Cuniã apresenta vegetação variada que vai desde Floresta Ombrófila Aberta até áreas de campinarana, cuja presença de palmeiras é marcante com ampla distribuição na área, sendo um dos grupos-chave para determinação da estrutura local.

Como uma das famílias de maior valor econômico e ecológico da Amazônia, as palmeiras são importante grupo para estudo da dinâmica das florestas na região do interflúvio Purus-Madeira. Diversos estudos têm evidenciado que esse grupo de plantas, além de sua grande abrangência nas diversas fitofisionomias regionais, é um dos determinantes para a caracterização estrutural das florestas.

Estudos mostram que a ampla distribuição de palmeiras pode ser relacionada à presença de outras espécies como leguminosas (ALMEIDA e GEHRING, 2009), ou com a influência de gradientes ambientais (GOMES DE FREITAS et al., 2012; VORMISTO et al., 2004b; ZUQUIM et al., 2014). Sua importância para as formações tropicais foi relatada em inúmeras publicações (BJORHOLM et al., 2005; GENTRY, 1988) e, no interflúvio Purus-Madeira, a abundância de palmeiras foi relatada por Sousa (2007), estudando em trecho da BR 319 que liga Rondônia ao Amazonas.

A discussão sobre estrutura e composição de espécies em regiões tropicais vem aumentando nos últimos anos; porém, há questões não respondidas, por exemplo, como as espécies estão distribuídas e quais os fatores determinantes sobre a riqueza de espécies em diferentes

condições ambientais. Estudos realizados por Henderson (1995) e Henderson et al. (2000) sugerem que a abundância de palmeiras na Amazônia está associada ao alto valor energético de seus frutos e a polinização e dispersão por animais. O que torna este grupo de plantas importante para a dinâmica do ecossistema. No entanto, recentes discussões estão centrando as investigações sobre as respostas das espécies a gradientes de topografia, nutrientes e hidrologia.

Diversos autores vêm estudando este grupo de plantas em áreas tropicais (VORMISTO, TUOMISTO e OKSANEN, 2004b; VORMISTO et al., 2004b; WANG, 2007) obtendo grandes avanços sobre o comportamento das espécies; além disso, recentes estudos sobre a distribuição dos principais gêneros ganharam novas revisões, assim como descrições de novas espécies (HENDERSON, 2011; SOMBOTO, 1994) contribuindo para o conhecimento sobre a estrutura e distribuição das palmeiras.

Segundo LORENZI (2010), no Brasil, é encontrada grande parte da diversidade de palmeiras registradas. Estudos realizados na área do Interflúvio e regiões próximas (GOMES DE FREITAS, et al., 2012; SOUSA, 2007) relatam expressiva diversidade de espécies, tanto para áreas de terra firme como áreas úmidas. Não obstante, a região do interflúvio segue pouco explorada no que se refere à diversidade das palmeiras e a dinâmica do grupo.

Assim, com base na importância da família das palmeiras para as formações florestais da região, o presente estudo teve por objetivo estudar a estrutura e distribuição de palmeiras em 48 unidades amostrais em uma área de floresta no interflúvio Purus-Madeira e identificar aspectos da variação na riqueza e diversidade de espécies entre áreas de terra firme e áreas ripárias.

2.2 Material e métodos: composição florística

O estudo foi realizado em 48 parcelas instaladas numa grade de amostragem padrão do programa de Pesquisa em Biodiversidade – PPBIO, cada parcela mede 10x250 metros. As parcelas de terra-firme seguem a curva de nível do terreno de forma a minimizar o impacto desse fator sobre as espécies. As parcelas ripárias foram instaladas a dois metros da margem, seguindo o curso d'água dos igarapés encontrados na área.

Para o levantamento florístico, foi utilizada a técnica de amostragem por faixas usando os seguintes critérios de inclusão: faixa 1, foram amostradas todas as plantas com tamanho igual ou maiores que um metro e com diâmetro igual ou até 10 cm, na faixa 2, foram amostradas as

palmeiras como diâmetro igual ou superior a 10 cm. Como o estudo utilizou todas as espécies de palmeiras, naquelas com estipe subterrâneo ou acaule foi contado o número de folhas nas plantas e para altura foi medido o tamanho da maior folha e considerada a altura da planta.

A identificação foi feita até o menor nível taxonômico possível e amostras férteis foram coletadas e depositadas na coleção biológica do herbário da Universidade Federal de Rondônia. O levantamento inicial das palmeiras foi realizado em 2010 e novo senso foi feito em 2014. O objetivo foi verificar as mudanças nas estruturas das populações de palmeiras de área.

2.3 Análise dos dados: estrutura e composição florística

A estrutura e composição florística da assembleia de palmeiras foi avaliada de forma qualitativa e quantitativa para a permitir a avaliação de todos os aspectos estruturais das populações estudadas.

A análise de classificação abordou dois métodos de agrupamento, um aglomerativo e outro divisivo. No método de agrupamento aglomerativo foi usado o coeficiente de similaridade de Bray Curtis, para os dados quantitativos (abundância das espécies), e o método de associação média (UPGMA) como critério de aglomeração. Para os dados qualitativos (presença e ausência das espécies) foi usado o coeficiente de Jaccard, e o método dos pesos proporcionais (WPGMA) como critério de aglomeração, seguindo recomendações de Gotelli e Ellison (2011) e Valentim (2000).

No método de agrupamento divisivo, ou *TWINSPAN*, foi usado o coeficiente de similaridade de Sorensen como medida da similaridade entre as unidades amostrais. A *TWINSPAN* está baseada na classificação e identificação das espécies preferenciais na formação dos grupos obtidos de acordo com HILL (1979).

Para ordenação das parcelas pela composição florística, foi empregada a análise de Escalonamento Multidimensional Métrico (MDS), tanto para a matriz quantitativa, quanto para a matriz qualitativa. Ambas foram usadas com objetivo de reduzir a dimensionalidade dos dados facilitando a interpretação das proximidades entre as parcelas com base na composição de espécies. Para cada uma foi gerado um mapa (gráfico) com duas dimensões que permite a observação da distribuição espacial das parcelas com base na ordenação da similaridade florística.

O pacote PC-ORD for Windows, versão 3.17 (MCCUNE; MEFFORD, 1999), e o software XLSTAT com interface com a planilha Excell (ADDINSOFT, 2016) auxiliaram na elaboração das análises de classificação e ordenação.

A correlação espacial entre distância geográfica e estrutura da assembleia de palmeiras, foi obtido pelo teste de Mantel. O objetivo dessa análise foi responder se os locais espacialmente mais próximos também são floristicamente mais parecidos. Como está baseado na avaliação da correlação entre duas matrizes de dissimilaridade, nesse caso, uma matriz de distância espacial (euclidiana) e outra de distância florística (Bray-Curtis) o teste de Mantel foi aplicado sobre os dados, para observar se existem diferenças na riqueza e estrutura florística, espacialmente para o grupo de palmeiras. Junto ao teste de Mantel foi empregado o índice de Moran, que mede a autocorrelação espacial a partir dos desvios em relação à média. O objetivo dessa análise foi para verificar o grau de associação espacial presente entre as parcelas estudadas.

Modelos Aditivos Generalizados ou GAM foram usados a partir da análise de Mantel, fazendo o encaixe de uma suavização da curva através dos dados. Esse modelo foi aplicado usando a biblioteca do software R ® mgcv para produzir o GAM (R Development Core Team, 2011; WOOD, 2006). Essa biblioteca implementa o estimador não paramétrico apresentado em Kelsall e Diggle (1998). A inclusão dos efeitos das covariáveis no modelo, conforme Kelsall e Diggle (1998). Na inclusão, o vetor das covariáveis são os coeficientes que modelam seus efeitos, é função suave das coordenadas espaciais que leva em consideração outros fatores não considerados como covariáveis. Modelos Aditivos Generalizados (GAM) permitem a inclusão de covariáveis que caracterizam a região para investigar a variação espacial da estrutura das assembleias de plantas por meio de regressão logística padrão. A variação espacial residual é modelada por uma função de suavização – *spline*. O modelo é uma forma de estimar a superfície de probabilidade, considerando a influência das covariáveis e de uma variação espacial devida a outros fatores não considerados como covariáveis. Se o padrão espacial é constante na região e o modelo da equação se reduz a um modelo de regressão logística padrão, então temos um modelo de regressão logística estendido por uma componente aditiva que varia suavemente no espaço (SHIKAMURA et al., 2001). O procedimento para estimação de baseia-se em métodos interativos usuais de modelos aditivos generalizados (WOOD, 2006).

2.4 Resultados: composição florística

Foram amostrados 9229 indivíduos distribuídos em 49 espécies e 11 gêneros. Das 49 espécies amostradas, 9 são de grande porte (até 25 metros de altura), sendo elas: *Astrocaryum aculeatum* G. Mey., *Astrocaryum murumuru* var. *ferrugineum* (F. Kahn e B. Millán) A.J. Hend., *Attalea maripa* (Aubl.) Drude, *Attalea speciosa* Mart. Ex Spreng., *Euterpe precatória* Mart., *Iriartea deltoidea* Ruiz e Pav, *Mauritia flexuosa* L.f., *Oenocarpus bataua* Mart e *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. As demais espécies são consideradas de pequeno a médio porte (HENDERSON, 1995).

Tabela 1 – Espécies de palmeiras identificadas em 48 parcelas permanentes na Estação Ecológica do Cuniã.

GÊNERO	ESPÉCIE	Nº DE IND.	PORTE
Astrocaryum	<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	2	Subdossel
	<i>Astrocaryum aculeatum</i> G. Mey.	335	Dossel
	<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	295	Subdossel
	<i>Astrocaryum murumuru</i> var. <i>ferrugineum</i> (F. Kahn e B. Millán) A.J. Hend.	12	Dossel
	<i>Astrocaryum</i> sp.	2	Subdossel
	<i>Astrocaryum</i> sp1	33	Dossel
	<i>Astrocaryum</i> sp2	1	Subdossel
	<i>Astrocaryum</i> sp3	1	Dossel
	<i>Astrocaryum ulei</i> Burret	9	Dossel
	Attalea	<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	72
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.		250	Subdossel
<i>Attalea speciosa</i> Mart. Ex Spreng.		348	Dossel
Bactris	<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.	58	Subdossel
	<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart. var. <i>exscapa</i> Barb. Rodr.	17	Subdossel
	<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>trailiana</i> (Barb. Rodr.) A.J. Hend.	32	Subdossel
	<i>Bactris bidentula</i> Spruce	2	Subdossel
	<i>Bactris bifida</i> Mart.	14	Subdossel
	<i>Bactris concinna</i> Mart.	1	Subdossel
	<i>Bactris marajá</i> Mart.	7	Subdossel
	<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	11	Subdossel
	<i>Bactris</i> sp.	58	Subdossel
	<i>Bactris</i> sp1	29	Subdossel
	<i>Bactris</i> sp2	25	Subdossel
	<i>Bactris</i> sp2	7	Subdossel
	<i>Bactris</i> sp3	2	Subdossel
	<i>Bactris</i> sp4	12	Subdossel
<i>Bactris</i> sp5	2	Subdossel	
<i>Bactris</i> sp6	1	Subdossel	
<i>Bactris</i> sp7	1	Subdossel	
<i>Bactris</i> sp8	1	Subdossel	
Desmoncus	<i>Desmoncus mitis</i> Mart.	15	Subdossel
Euterpe	<i>Euterpe precatória</i> Mart.	351	Dossel
Geonoma	<i>Geonoma acaulis</i> Mart.	10	Subdossel
	<i>Geonoma baculifera</i> (Poit) Kunth	620	Subdossel
	<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	78	Subdossel
	<i>Geonoma maxima</i> var. <i>maxima</i> Kunth	2	Subdossel
	<i>Geonoma maxima</i> var. <i>chelidoneura</i> (Spruce) A.J. Hend.	16	Subdossel
	<i>Geonoma</i> sp.	250	Subdossel

	<i>Geonoma</i> sp1	26	Subdossel
	<i>Geonoma</i> sp2	16	Subdossel
Iriartlea	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz e Pav.	40	Dossel
Lepidocaryum	<i>Lepidocaryum tenue</i> Mart.	5339	Subdossel
Mauritia	<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	26	Dossel
Oenocarpus	<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	442	Dossel
	<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	263	Subdossel
	<i>Oenocarpus</i> sp.	26	Subdossel
	<i>Oenocarpus</i> sp2	1	Subdossel
	<i>Oenocarpus</i> sp3	1	Subdossel
Socratea	<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	67	Dossel
	Total Geral	9229	

A tabela 1 mostra as espécies de palmeiras identificadas na área. As espécies com maior frequência foram *O. bataua*, *A. aculeatum*, *A. gynacanthum*, e *L. tenue*, todas com ocorrência em mais de 30 parcelas. No entanto, o maior destaque é da espécie *L. tenue*, também conhecida como Caranaí, ela está presente em 32 das 48 unidades amostrais, registrando também os maiores valores de densidade com 5.339 indivíduos. Em oito parcelas, a espécie representa mais de noventa por cento das palmeiras amostradas. As demais espécies, com maior ocorrência na área são *Geonoma baculifera* (Poit) Kunth. (620), *Oenocarpus bataua* Mart (442), *Euterpe precatória* Mart. (351), *Attalea speciosa* Mart. Ex Spreng. (348), *Astrocaryum aculeatum* G. Mey. (335) e *Astrocaryum gynacanthum* Mart. (295). Das espécies identificadas, nove tem ocorrência exclusiva em parcelas de terra firme e onze em parcelas ripárias, as demais espécies têm distribuição nos dois tipos de unidade amostral.

A análise de escalonamento multidimensional apresentou variância explicada intra-classe de 64,23% da variação dos dados e interclasse obteve 35,77% para densidade total de palmeiras na ESEC Cuniã e STRESS = 0,282. Para dados de presença ausência obteve-se variância intra-classe de 81,45% e 18,55% para interclasse com STRESS = 0,297. Os valores dos índices de dissimilaridade são considerados altos, tendo em vista a heterogeneidade interna das parcelas estudadas (figuras 5 e 6). Tal heterogeneidade em comunidades vegetais, característica marcante, sobretudo em florestas neotropicais (GENTRY, 1988).

Valores de STRESS, em torno dos valores obtidos para a assembleia de palmeiras nas 48 parcelas estudadas na ESEC Cuniã indicam bom ajuste do modelo no tratamento da variabilidade dos dados e mostram robustez na formação dos grupos encontrados, conforme metodologia detalhada em Minchin (1987).

A ordenação feita pela ordenação mostra que existe tendência de separação dos grupos de acordo com o tipo de parcela, tanto para os dados quantitativos (MDS) quanto para os qua-

litativos (NMDS) mostrados nas figuras 5 e 6 evidenciam a separação dos grupos entre as unidades amostrais próximas e distante da água, indicando que esse fator é importante para distribuição de palmeiras no local.

Figura 5 – MDS- assembleia de palmeiras ESEC Cuniã – dados de densidade total.

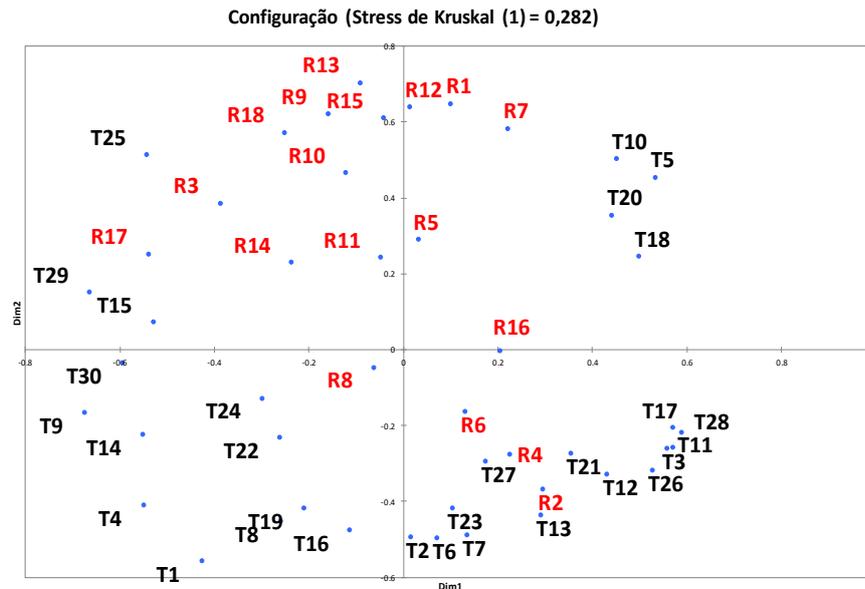
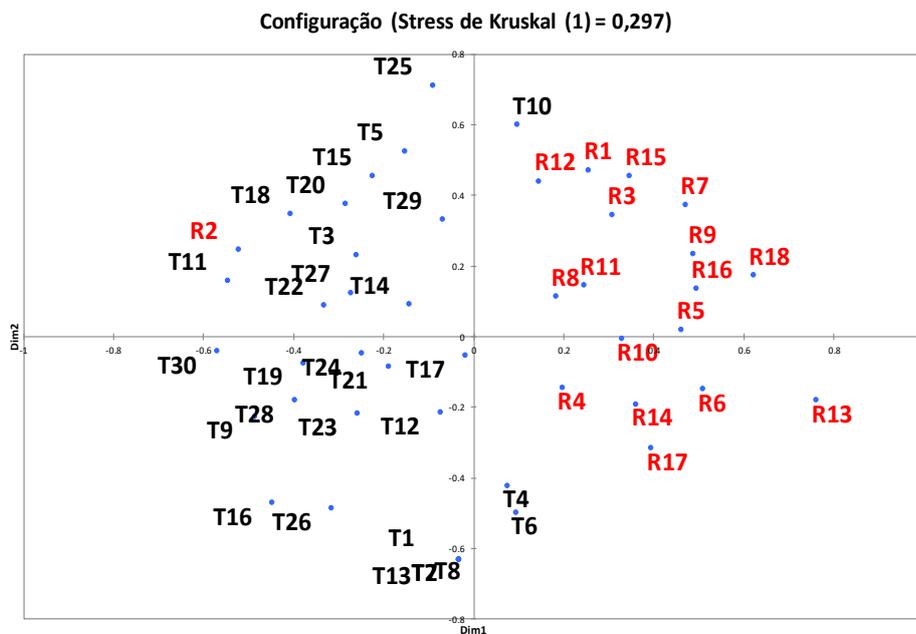


Figura 6 – MDS assembleia de palmeiras ESEC Cuniã - dados de presença/ausência.



Figuras 5 e 6: Ordenação pela MDS para os dados do primeiro levantamento das espécies, para verificação da formação de grupos entre unidades amostrais. Dados quantitativos e qualitativos.

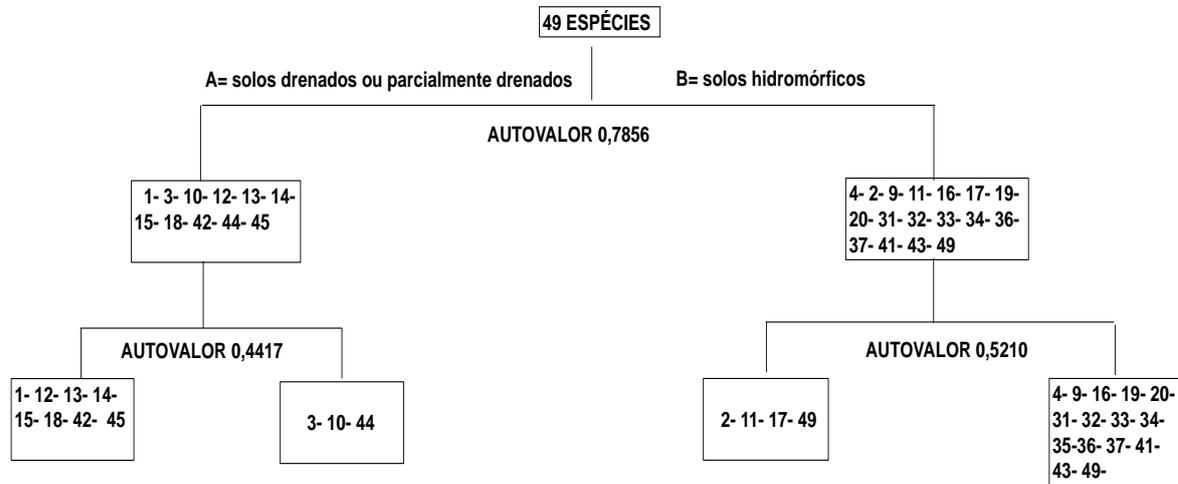
Os padrões distributivos das assembleias de palmeiras em mesoescala permitiram detectar que a similaridade florística, calculada pelo índice de Sorensen, variou de 0% a 100%. De modo geral, os índices de similaridade foram baixos entre as unidades amostrais, com 70% dos pares apresentando valores inferiores a 30%. Os maiores valores de similaridade foram observados entre as unidades amostrais distantes e próximas da água (por exemplo, T1 x T25, T7 x R18, R13 x T26), cujas comparações mostraram valores acima de 0,90 para o índice de Sorensen mostrando que há alta variabilidade entre as unidades amostrais. A WPGMA separou, na primeira divisão três grupos heterogêneos de subconjuntos de assembleias de palmeiras (figura 7). A segunda divisão da WPGMA separou dois grupos: um grupo formado pelas unidades amostrais próximas aos cursos d'água (solos hidromórficos), e outro com unidades amostrais estabelecidas sob solos drenados a parcialmente drenados.

A primeira divisão (autovalor = 0,7856) da TWINSPAN separou, com base na distribuição das espécies de áreas onde o solo é drenado a parcialmente drenado (grupo A) e de solos hidromórficos (grupo B), (figura 7). Entre as espécies preferenciais do primeiro grupo destacam-se: *Astrocaryum acaule*, *A. gynacanthum*, *Attalea maripa*, *A. speciosa*, *Bactris acanthocarpa*, *Lepdocaryum ténue*, *Oenocarpus bataua*, *O. minor*. No segundo grupo da TWINSPAN as espécies preferenciais são principalmente: *Astrocaryum murumuru*, *A. aculeatum*, *A. ulei*, *Attalea microcarpa*, *Bactris bidentula*, *B. bífida*, *B. simplicifrons*, *Desmoncus mitis*, *Euterpe precatória*, *Geonoma baculífera*, *Mauritia flexuosa*, *Socratea exorrhiza*, entre outras.

A segunda divisão do grupo A (autovalor=0,4417) da TWINSPAN separou um grupo formado pelas áreas estabelecidas por texturas arenosas e outro formado por áreas de textura siltosa. As espécies preferenciais do primeiro grupo são principalmente: *Lepidocaryum ténue*, *Attalea speciosa* e *Bactris acanthocarpa*. No segundo grupo, as espécies preferenciais são: *Astrocaryum gynacanthum*, *Attalea maripa* e *Oenocarpus bataua*.

A segunda divisão do grupo B (autovalor = 0,5210) separou um grupo de espécies com distribuição mais ampla entre áreas de solo hidromórficos e o segundo grupo concentra espécies com ocorrência exclusiva nas áreas extremamente úmidas onde o aumento no nível dos igarapés no período mais chuvoso causa alagamentos periódicos, resultando em condição específica para as espécies. No primeiro grupo, encontram-se as espécies *Astrocaryum aculeatum*, *Attalea microcarpa*, *Bactris bífida* e *Socratea exorrhiza*. No segundo grupo, merecem destaque entre as espécies preferenciais: *Astrocaryum murumuru*, *Bactris bidentula*, *Geonoma Baculífera*, *Iriar-tea deltoidea* e *Mauritia flexuosa*.

Figura 7 – Classificação por Twinspan: espécies preferenciais e autovalores nas divisões.

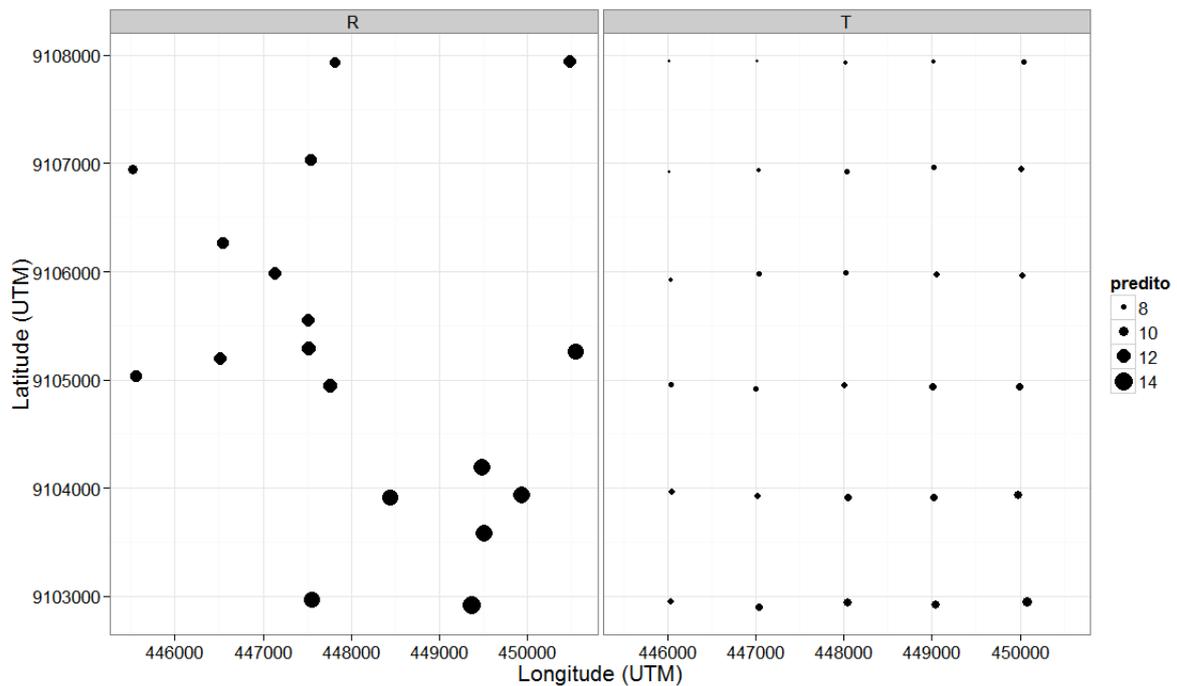


Classificação por Twinspan mostrando as espécies preferenciais (números) e os autovalores nas divisões em função da variação nos aspectos internos das 48 parcelas permanentes na Estação Ecológica do Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Porto Velho, Rondônia, Brasil. Cada número mostrado nos grupos corresponde a uma espécie sendo: **1-** *Astrocaryum acaule*, **2-** *Astrocaryum aculeatum*, **3-** *A. gynacanthum*, **4-** *A. murumuru* var. *ferrugineum*, **5-** *Astrocaryum* sp., **6-** *Astrocaryum* sp1, **7-** *Astrocaryum* sp2, **8-** *Astrocaryum* sp3, **9-** *A. ulei*, **10-** *Attalea maripa*, **11-** *At. microcarpa.*, **12-** *At speciosa*, **13-** *Bactris acanthocarpa.*, **14-** *B. acanthocarpa* var. *exscapa*, **15-** *B. acanthocarpa* var. *trailingiana*, **16-** *B. bidentula*, **17-** *B bifida*, **18-** *B concinna*, **19-** *B. marajá*, **20-** *B. simplicifrons*, **21-** *Bactris* sp., **22-** *Bactris* sp1, **23-** *Bactris* sp2, **24-** *Bactris* sp2, **25-** *Bactris* sp3, **26-** *Bactris* sp4, **27-** *Bactris* sp5, **28-** *Bactris* sp6, **29-** *Bactris* sp7, **30-** *Bactris* sp8, **31-** *Desmoncus mitis*, **32-** *Euterpe precatória*, **33-** *Geonoma acaulis*, **34-** *G. baculifera*, **35-** *G. deversa*, **36-** *G. maxima* var. *máxima*, **37-** *G. maxima* var. *chelidoneura*, **38-** *Geonoma* sp., **39-** *Geonoma* sp1, **40-** *Geonoma* sp2, **41-** *Iriartea deltoidea*, **42-** *Lepidocaryum tenue*, **43-** *Mauritia flexuosa*, **44-** *Oenocarpus bataua*, **45-** *Oenocarpus minor*, **46-** *Oenocarpus* sp., **47-** *Oenocarpus* sp2, **48-** *Oenocarpus* sp3, **49-** *Socratea exorrhiza*.

Na análise de Twinspan, foi considerada como limite entre grupos a detecção de *borderlines*. Segundo Felfili et al. (2007), *borderlines* são unidades amostrais ou áreas que não apresentam diferença significativa para serem classificadas em um dos grupos ou divisões. Nesse caso, foram enquadradas no grupo 1.2, por apresentarem maior semelhança florística e ambiental em relação aos grupos vizinhos.

Não houve correlação positiva entre composição florística e distância geográfica pelo teste de Mantel ($R^2=0,08166$; $p=003$). Para a assembleia do dossel, o valor de R^2 foi de 0,1018 e $p=0,011$. A melhor correlação foi obtida para a assembleia de palmeiras do Subdossel com $R^2=0,5917$ e $p=0,1$. Quando usado o tipo de unidade amostral como preditor para a riqueza de espécies de palmeiras, foi possível observar a mesma estrutura apresenta pelas análises de similaridade e ordenação. Com base no gráfico mostrado na figura 8, é possível verificar que o tipo de parcela é mais importante que a distância geográfica para a estrutura das assembleias de palmeiras na ESEC Cuniã.

Figura 8 – Teste de Mantel para dados de 48 parcelas na ESEC Cuniã.



Distribuição da riqueza de espécies em função do tipo de parcela R – ripárias e T – terra firme.

2.5 Discussão: composição florística

A Amazônia possui 35 dos 42 gêneros de palmeiras reconhecidos e cerca de 150 das mais de 200 espécies registradas para o Brasil (HENDERSON, 1995; LORENZI et al., 2010; SOUZA e LORENZI, 2012). A ESEC Cuniã apresenta número de espécies significativo e similar a outros estudos realizados ao longo do interflúvio Madeira-Purus (CASTILHO, 2004; SOUSA, 2007). Os gêneros com maior número de espécies foram *Bactris*, *Astrocaryum* e *Geonoma*. Estudo realizado por Ferreira (2005) afirma que os gêneros mais diversificados para a Amazônia são *Bactris* e *Geonoma*, que representam cerca de 43% das espécies, os demais gêneros correspondem a cerca de 30% das espécies. Apesar de *Astrocaryum* estar em segundo lugar, a diferença entre ele e *Geonoma* é de apenas uma espécie, o que mostra um padrão similar a outros estudos regionais.

As palmeiras apresentam diferentes tipos de hábitos de crescimento e ocorrem em todos os estratos da floresta (KAHN e DE GRANVILLE, 1992); na área estudada, foram encontrados

quatro tipos de hábitos (solitárias, cespitosas escandente e acaule). Essa variedade de formas está relacionada às adaptações das espécies a diferentes condições locais.

Quanto à composição florística, existem pequenas variações entre as parcelas; porém, pouco significativas. A maior parte das espécies tem ampla distribuição, apesar de haver espécies exclusivas em algumas parcelas, principalmente nas áreas ripárias. A frequência das espécies é mais variável que a composição, *Oenocarpus bataua* Mart. e *Astrocaryum gynacanthum* Mart., por exemplo, têm frequências que variam de dezenas a apenas um indivíduo entre parcelas distintas.

L. tenue mostra monodominância em oito parcelas, representando mais de 90% dos indivíduos encontrados. A dominância dessa espécie pode estar relacionada aos aspectos de reprodução clonal, além da propagação reprodutiva com a ocorrência de frutos em diversos estágios de desenvolvimento durante todo o ano. De acordo com Navarro; Galeano e Bernal (2011), o Caranaí é abundante em florestas de terra firme, onde é altamente dominante, podendo alcançar densidades superiores às de várias outras espécies de subdossel até então estudadas como as dos gêneros *Bactris* e *Geonoma*, frequentemente encontradas nos extratos inferiores das florestas.

Entre as espécies identificadas na área, oito tem ocorrência em todos os grupos de similaridade apresentados pela análise de Cluster sendo elas: *Astrocaryum gynacanthum*, *Euterpe precatória*, *Geonoma* sp., *Lepidocaryum tenue*, *Attalea maripa*, *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus* sp. e *Socratea exorrhiza*. Essas espécies são comumente encontradas em todos os levantamentos de palmeiras realizados na Amazônia, são plantas com adaptações a ampla variedade de condições ambientais, o que permite sua ocorrência em diversos tipos de paisagens que vão desde áreas de terra firme até florestas com inundações periódicas, como as parcelas ripárias.

Em florestas de terra firme, as palmeiras são diversas e abundantes. Estudos também mostram que, em algumas áreas, elas podem ser dominantes (KAHN e DE GRANVILLE, 1992). Na ESEC Cuniã, elas estão presentes em todas as unidades amostrais, apresentando grande frequência e abundância para toda a área estudada. Em algumas parcelas, há dominância de palmeiras com presença de poucas árvores e dossel aberto. As palmeiras incluem várias formas de vida que vão de plantas pequenas até espécies de grande porte que se destacam no dossel da floresta (HENDERSON, 1995; SCARIOT, 1999). Na área estudada, há a predominância de palmeiras de pequeno a médio porte; no entanto, em algumas parcelas onde a floresta

é mais fechada, predominam espécies como *Attalea speciosa* Mart. Ex Spreng. Nessas unidades amostrais, a presença dos gêneros *Geonoma* e *Bactris* é menor, indicando que espécies de sub-bosque possuem distribuição condicionada a fatores específicos como a taxa de cobertura ou condições nutricionais do solo

A composição, riqueza e distribuição das palmeiras são indicadas como influenciadas por fatores intrínsecos as espécies e interações abióticas, possuem como determinantes mais relevantes o clima, solo, hidrologia e topografia, variando de acordo com a escala espacial (BALSLEV et al., 2011; EISERHARDT et al., 2011a). Os resultados obtidos pelas análises de e agrupamento (figuras 5 e 6) mostram que, espacialmente, a distribuição das espécies não é uniforme, o que determina a formação dos grupos. Cada grupo é composto por um conjunto de espécies com características e ocorrência em áreas similares reforçando a hipótese de um ou mais gradientes atuando localmente. O teste de Mantel empregado com o tipo de parcela como variável direta confirma que a riqueza das espécies na ESEC Cuniã está relacionada ao tipo de unidade amostral. É possível verificar que parcelas ripárias com solos mais hidromórficos a riqueza de espécies é superior a áreas mais distantes do corpo d'água.

Esse padrão também ficou evidente na análise de Twinspan, que mostra a distribuição de espécies preferenciais de acordo com o tipo de solo. O número de espécies preferenciais e solos hidromórficos próximos aos igarapés, onde estão as parcelas ripárias, foi superior às espécies que têm preferência por áreas mais secas e drenadas. A constituição dos grupos identificados mostra que as espécies se distribuem em função de algum preditor ambiental, como a topografia e a drenagem do terreno, uma vez que estes gradientes influenciam diretamente na disponibilidade de água no solo e no transporte de nutrientes.

Tal padrão distributivo tem sido relatado para palmeiras em outros estudos (KAHN e DE GRANVILLE 1992) mostraram que, em larga escala, a distribuição e estrutura de comunidades de palmeiras em áreas tropicais não é uniforme; porém, em locais próximos, pode haver o compartilhamento de 60 % das espécies. VORMISTO et al. (2004a), no entanto, diz que a frequência entre as espécies compartilhadas pode variar mesmo em ambientes próximos, como ocorre na ESEC Cuniã. Tais mudanças podem estar associadas às variações micro ambientais da área, uma vez que as parcelas são muito variadas. Essas pequenas variações já foram relatadas em outros estudos onde alterações sutis no local observado resultaram em fator positivo na composição florística do grupo estudado (CINTRA et al., 2005; SVENNING, 1999), drenagem (KAHN, 1987), condições edáficas (VORMISTO, et al., 2000; VORMISTO, et al., 2004a) e

topografia (SVENNING, 1999; VORMISTO, et al., 2000; VORMISTO, et al., 2004a). Os resultados obtidos nesses estudos reforçam a hipótese de que os gradientes locais são um dos principais agentes da seletividade das espécies de palmeiras em florestas tropicais.

Os resultados obtidos pelas análises de similaridade, a elevada proporção de espécies com ocorrência exclusiva em uma a três localidades (20%) e o reduzido número de espécies com ampla distribuição (8 espécies), evidenciam a grande variação entre diferentes unidades amostrais (diversidade beta).

As variações florísticas observadas dificultam a indicação de táxons característicos ou de ambientes preferenciais. A flora desses ambientes é constituída por táxons que também podem ser encontrados em outros tipos de formações florestais e não florestais, ainda que grande parte desses táxons seja típica de ambientes onde há saturação hídrica do solo, mesmo que temporária (SOUSA, 2007; BERNARDES, 2011; PANSINI, 2010). No entanto, tendo em vista que as assembleias de palmeiras se desenvolvem em gradientes de transição, com grande variação quanto à intensidade e duração dos eventos de alagamento ou saturação hídrica do solo, sua flora é composta por elementos adaptados a diferentes condições ambientais (i. e. solos sazonalmente alagados, solos permanentemente alagados), havendo grande variação florística dentro de uma mesma área (diversidade alfa). Com relação às espécies preferenciais de cada grupo, observam-se que as palmeiras de pequeno porte são mais fortemente influenciadas pelas condições hidrológicas da área, uma vez que se concentram nas unidades amostrais onde predominam solos hidromórficos. Mais de 60 % das espécies de pequeno porte, principalmente os gêneros *Bactris* e *Geonoma*, possuem ocorrência predominante nas unidades amostrais mais próximas da água.

Estudos em mesoescala permitem detectar variações florísticas entre diferentes áreas, as quais se dão em função de condicionantes pedológicos e hidrológicos. Nesse caso, a diferenciação florística das assembleias de palmeiras é influenciada pela extensa rede de drenagem. Assim, os agrupamentos gerados pelas análises de classificação indicam que as áreas drenadas e parcialmente drenadas apresentam espécies indicadoras redundantes.

A ESEC Cuniã está localizada em área de transição que abrange desde campinaranas a florestas ombrófila abertas. A grade de amostragem onde o estudo foi realizado apresenta vegetação com variações sutis nas condições interna de cada unidade amostral. Esse conjunto de características contribui para a diversidade e distribuição das espécies na área. Tais variações

na estrutura interna permitem que condições específicas de cada parcela atue na seletividade das espécies. Assim, a variação na composição de espécies entre as parcelas mostra que a diversidade, frequência e abundância das espécies de palmeiras é influenciada por pequenas mudanças resultantes de um conjunto de gradientes locais.

O interflúvio Purus-Madeira é constituído de páleo várzeas que se estendem ao longo do gradiente de forma disjunta e descontínua (CARVALHO, 2006). Esses poderiam ser fatores que justificariam os agrupamentos e explicariam, em parte, a maior afinidade florística em mesoescala, relacionadas às condições histórica e biogeográfica locais (ROSSETTI et al., 2005).

2.6 Conclusão: composição florística

A distribuição das espécies não é homogênea, sendo influenciada pelas condições de topografia e drenagem do terreno. A seletividade das espécies é fortemente influenciada pela distância da água e tipo de solo. A riqueza de espécies é mais variável entre áreas de solo drenados e solos hidromórficos.

A variação na distribuição das espécies mostra que pequenas mudanças podem determinar a riqueza de espécies entre as unidades amostrais, indicando a composição em função de gradientes microclimáticos, como pequenas variações no tipo do solo, umidade e inclinação. Além disso, a monodominância de espécies como o Caranaí pode estar afetando a distribuição de outras espécies por competição.

O estudo confirma a importância das palmeiras (*Arecaceae*) na região do interflúvio Purus-Madeira e indicam a necessidade de ampliação dos levantamentos para melhor compreensão da dinâmica dos padrões de distribuição das espécies nas florestas locais.

3 Efeito de variáveis ambientais sobre a composição e padrões de distribuição de palmeiras (*Arecaceae*) na ESEC Cuniã.

3.1 Introdução: variáveis ambientais

A importância das palmeiras na composição e estrutura das formações florestais na Amazônia tem sido amplamente destacada na literatura (ANDRADE MIRANDA et al., 2008; HENDERSON, 1995; VORMISTO; TUOMISTO; OKSANEN, 2004b). A maior parte dos recentes estudos está buscando responder como essas espécies se comportam nas florestas e quais são os principais fatores determinantes para sua ocorrência. Mesmo comprovadamente bem distribuídas na Amazônia, as palmeiras mostram comportamentos variados em diferentes condições ambientais. Isso deve-se, em parte, à heterogeneidade da região, mesmo em pequenas escalas existem diferenças estruturais evidentes entre unidades amostrais. Essa dissimilaridade entre comunidades vegetais na Amazônia Ocidental está associada, parcialmente, à topografia e às características edáficas (GUILLAUMET, 1987; GENTRY, 1988; TUOMISTO et al., 1995). Alguns autores observaram que, mesmo entre parcelas muito próximas, pode ocorrer baixa similaridade em florestas de terra firme (CAMPBELL et al., 1986; CAMPBELL, 1994; FERREIRA; PRANCE, 1998), essas diferenças podem ser ainda mais evidentes quando comparadas a áreas distintas.

Além da amplitude de variação ambiental, espécies de porte diferente podem responder de forma desigual às condições locais. Baseado nesse pressuposto, o estudo da compreensão de quais são os principais preditores ambientais e como eles atuam sobre as espécies em diferentes escalas tem sido um dos maiores desafios para pesquisadores nas últimas décadas e entre os fatores mais relevantes e serem investigados estão o solo, a topografia e água.

O solo é importante fator para colonização e desenvolvimento de plantas. Diversos estudos evidenciam que gradientes ambientais relacionados ao solo afetam diretamente e composição das espécies de plantas em florestas tropicais (POULSEN; TUOMISTO; BALSLEV, 2006; VORMISTO; TUOMISTO; OKSANEN, 2004a; VORMISTO et al., 2000; ZUQUIM et al., 2014). As condições granulométricas e as concentrações de nutrientes são fatores significativos na estruturação de comunidades de palmeiras e plantas herbáceas na Amazônia (GOMES DE FREITAS et al., 2012; SOUSA, 2007; ZUQUIM et al. 2014).

A importância do solo e correlação entre distribuição de espécies arbóreas e variáveis de edáficas e de topografia já foram descritas em numerosos estudos de florestas tropicais (CLARK et al., 1998; Van Den BERG; OLIVEIRA FILHO, 1999; OLIVEIRA FILHO et al., 2001; ESPÍRITO SANTO et al., 2002; SOUZA et al., 2003; CARVALHO et al., 2005). Reforçando o valor desses gradientes para a formação, estrutura e dinâmica espacial de plantas em áreas tropicais.

Com relação às espécies de palmeiras (SOUSA, 2007), relata relação positiva entre a distribuição das espécies e porcentagem de silte no solo. Com espécies de porte bem variado as palmeiras tendem a responder de forma distinta aos gradientes de fertilidade e granulometria. Além desses gradientes, estudos desenvolvidos (ANDERSEN et al., 2012; BEZEMER et al., 2010; BOTREL FILHO e RODRIGUES, 2002) mostraram resultados positivos para relação entre os gradientes e o comportamento das espécies. A relação entre a disponibilidade de nutrientes no solo e o desenvolvimento de plantas foi mostrada também por ANDERSEN et al., 2012; FERREIRA et al., 2007; JOHN et al., 2007.

Com relação à topografia, relação positiva para a estrutura vegetal foi relatada em estudos com grupos herbáceos (ZUQUIM et al., 2014) palmeiras (SVENNING et al., 2009) e arbóreos (TOLEDO, 2009). Dados de variação no terreno, mesmo sutis, criam condições específicas que contribuem para a ocupação de espécies diferentes. Isso é mais evidente em áreas do subdossel da floresta, onde as espécies possuem exigências físicas e nutricionais diferente daquelas do estrato superior. De acordo com Svenning (2001a), a topografia afeta distribuições de plantas indiretamente, modulando outros fatores ambientais, como as condições do solo, hidrologia, exposição ao vento, temperatura e frequência de nevoeiro, bem como a estrutura da floresta e dinâmica das espécies.

Além do solo e a topografia, a quantidade de matéria orgânica no solo também pode ser preditora para a ocupação de palmeiras em diferentes áreas. A quantidade de liteira ou literia no solo pode estar relacionada à taxa de germinação de algumas espécies. Segundo Koebernick (1971), entre os muitos fatores que podem afetar a germinação de sementes de palmeiras estão: temperatura, tipo de substrato, umidade e aeração do solo, fatores que, por sua vez, podem ser alterados pela quantidade de liteira, uma vez que a camada de restos orgânicos no solo é capaz de criar microclimas com temperatura e luminosidades variados, além de atuar na retenção da umidade de solo, de acordo com a profundidade da camada de folhas.

Apesar das evidências da relação entre esses gradientes e a estrutura e distribuição das espécies em áreas tropicais, existem lacunas na compreensão da dinâmica de tais paisagens. Para a região do interflúvio Purus-Madeira, poucos estudos foram realizados e para o estado de Rondônia os registros são ainda mais escassos. Além disso, poucos estudos comparam os gradientes entre áreas de terra firme e áreas inundáveis, como as ripárias, onde as condições são completamente distintas. Essas lacunas abrem questionamentos sobre a dimensão da influência dos gradientes sobre as espécies. Sendo região muito heterogênea, uma das questões a serem respondidas é se pode ser possível afirmar que palmeiras de porte diferente respondem de forma distinta aos gradientes, ou se o nicho das espécies é o limitador de sua distribuição. Alguns estudos, como os de Condit (2002) e Duivenvoorden (2002), explicam que, embora ocorra associação entre os padrões de distribuição das espécies e fatores ambientais, como solo e topografia, tais elementos só explicariam parte da variação na composição de espécies. No caso, outras condições não exploradas estariam afetando a dinâmica das florestas.

Para contribuir na compreensão dos padrões de distribuição de palmeiras em áreas tropicais, em função de gradientes ambientais de solo, altitude, distância do igarapé e liteira o presente estudo analisou como tais fatores estão afetando a assembleia de palmeiras na Estação ecológica do Cuniã, localizada no interflúvio Purus-Madeira.

3.2 Material e métodos: variáveis ambientais

A caracterização do tipo de solo por parcela foi realizada com base no sistema brasileiro de classificação de solos. Para os dados de solo, foram calculadas as médias, o desvio padrão, máximo e mínimos dos valores de textura (silte, areia e argila), pH e nutrientes (tabela 2). Foram empregadas as análises de correspondência principal (ACP) e análise de correlação para verificar a influência dos dados abióticos do solo entre as unidades amostrais estudadas.

A correlação foi aplicada para ordenar as parcelas de forma a verificar se algumas das variáveis são correlacionadas. As variáveis que apresentaram alta correlação foram separadas de forma a evitar a colinearidade entre as variáveis estudadas. Após os testes de correlações, foram feitas ordenações diretas para verificação da estruturação em função dos gradientes ambientais. A ordenação simples direta foi utilizada para verificar a influência das variáveis ambientais sobre a estrutura da assembleia de palmeiras, para as variáveis ambientais: Dist. Ig.; P, SB; Silte e Areia.

Para verificação da influência das variáveis ambientais do solo, liteira e altitude foi realizada a seleção de modelos pelo processo de seleção Stepwise pelo método “*both*”, ou seja, com passo para frente e passo para trás. Para seleção do melhor modelo foi utilizado o critério de BIC. Foram aplicados modelos para densidade total da comunidade de palmeiras da área, para palmeiras do Dossel e para palmeiras do Subdossel. Os melhores modelos foram usados para elaboração e gráficos. Para densidade total o melhor modelo selecionado pelo processo de Stepwise utilizando o critério de informação de *Bayesian information criterion* (BIC) foi: Silte + Distância_Igarapé + Altitude. Para dados de densidade do Dossel dentre todas as variáveis testadas, o melhor modelo teve as variáveis: Silte + Liteira e para densidade do subdossel o melhor modelo teve as variáveis: Silte + Distância_Igarapé + Altitude. Após a escolha do melhor modelo, ele foi utilizado para plotar os gráficos de dispersão em função dos gradientes selecionados. As análises foram realizadas usando o software R versão 3.2.1/2015. O teste de correlação permitiu a verificação da colinearidade existente entre as variáveis. As variáveis mais importantes foram selecionadas e empregadas nos testes de Ordenação Simples Direta e escalonamento multidimensional e os dois primeiros eixos foram usados como variáveis dependentes nos testes inferenciais do efeito das variáveis ambientais de textura do solo (silte, areia e argila), macro e micronutrientes.

3.3 Resultados: variáveis ambientais

A área estudada possui quatro tipos principais de solo: o argissolo vermelho amarelo, latossolo vermelho amarelo, gleyssolo e neossolo quatzarênico. Das 48 parcelas estudadas 35,4% possuem argissolo vermelho amarelo, 33,33% latossolo vermelho amarelo, 14,58% ocorre gleyssolo e 16,66% neossolo quatzarênico.

A tabela 2 mostra os valores médios, o desvio padrão máximos e mínimos para as concentrações de nutrientes e porcentagens granulométricas por tipo de solo encontrado na área.

Tabela 2 – Valores de média, desvio padrão (DP), máximo e mínimo para pH, nutrientes e porcentagem de granulometria, por tipo de solo encontrado nas 48 unidades amostrais estudadas na ESEC Cuniã, Porto Velho, RO.

		pH	Al	Ca	Mg	K	SB	P	Fe	Zn	Areia	Silte	Argila
Neossolo N=8	Média	3,89	1,31	0,13	0,12	0,08	0,33	6,17	146,73	1,16	64,52	10,82	24,68
	DP	0,26	0,48	0,06	0,05	0,03	0,11	1,44	96,41	0,75	11,60	11,39	12,92
	Max	4,32	2,37	0,18	0,20	0,12	0,44	8,15	324,00	2,40	78,20	37,20	45,00
	Min	3,37	0,80	0,02	0,04	0,03	0,10	4,03	46,80	0,00	48,00	3,00	6,00
Latossolo N=7	Média	3,75	3,12	0,05	0,06	0,05	0,16	7,72	114,76	0,63	60,72	20,51	18,77
	DP	0,16	1,79	0,05	0,02	0,01	0,08	4,36	59,51	0,22	19,43	16,47	4,64
	Max	3,97	6,24	0,16	0,09	0,07	0,32	16,17	235,00	1,00	78,47	51,86	25,00
	Min	3,50	1,14	0,02	0,03	0,03	0,08	4,03	55,30	0,40	24,64	5,03	13,50
Gleysolo N=16	Média	4,07	2,04	0,14	0,19	0,10	0,42	8,84	186,49	2,16	48,30	17,56	30,86
	DP	0,40	1,47	0,07	0,08	0,03	0,15	3,74	104,99	1,29	18,08	20,01	16,44
	Max	5,05	6,47	0,22	0,30	0,14	0,59	17,58	495,00	5,10	75,62	63,48	63,40
	Min	3,44	0,65	0,03	0,04	0,04	0,10	3,90	50,30	0,60	19,02	2,50	5,00
Argissolo N=17	Média	3,69	4,14	0,04	0,11	0,06	0,21	5,49	213,41	0,47	40,90	38,80	20,29
	DP	0,11	0,89	0,02	0,08	0,02	0,10	1,10	88,99	0,32	16,65	14,03	5,11
	Max	4,02	5,92	0,08	0,35	0,10	0,50	8,17	369,00	0,90	67,46	63,15	35,50
	Min	3,55	2,50	0,02	0,05	0,04	0,11	4,03	80,00	0,00	12,35	16,54	14,50

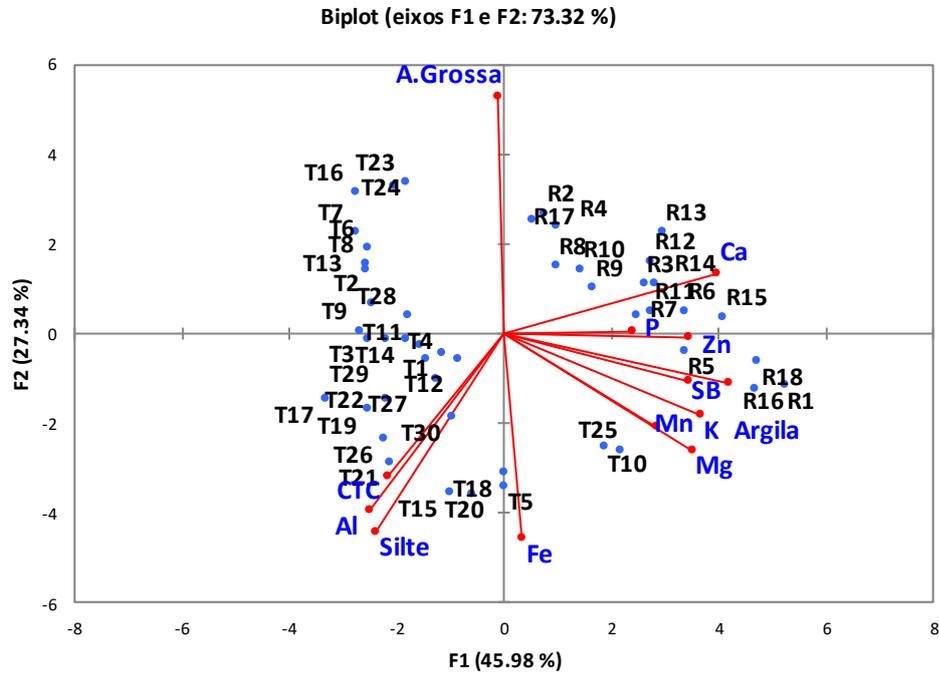
Para pH as maiores médias foram encontradas no gleysolo, assim como para os nutrientes cálcio (Ca), magnésio (Mg) e potássio (K), conseqüentemente, os valores de soma de bases (SB) também foram superiores nesses locais. Os menores valores foram encontrados nas unidades amostrais onde há latossolo. Para os valores de granulometria as maiores porcentagens de areia foram encontradas nas áreas de neossolo, silte apresenta suas maiores concentrações nas parcelas de argissolo e para argila suas maiores concentrações foram encontradas nas áreas onde predomina gleysolo. A tabela 3 mostra a matriz de correlação de Pearson (n) com os valores de nutrientes para as amostras de solo coletadas na área.

Tabela 3 – Matriz de correlação de Pearson para dados de granulometria e nutrientes do solo de 48 parcelas permanentes da ESEC Cuniã.

Variáveis	pH	Al	Ca	Mg	K	SB	P	Fe	Zn	Mn	A. Grossa	Silte	Argila
pH	1	-0,666	0,486	0,329	0,499	0,475	0,279	-0,075	0,330	0,162	0,299	-0,445	0,235
Al	-0,666	1	-0,660	-0,235	-0,273	-0,459	-0,149	0,363	-0,241	-0,138	-0,655	0,767	-0,200
Ca	0,486	-0,660	1	0,575	0,663	0,855	0,392	-0,122	0,584	0,248	0,186	-0,656	0,718
Mg	0,329	-0,235	0,575	1	0,772	0,906	0,310	0,455	0,595	0,615	-0,416	0,011	0,591
K	0,499	-0,273	0,663	0,772	1	0,874	0,499	0,314	0,634	0,356	-0,349	-0,129	0,704
SB	0,475	-0,459	0,855	0,906	0,874	1	0,425	0,238	0,679	0,487	-0,197	-0,305	0,748
P	0,279	-0,149	0,392	0,310	0,499	0,425	1	-0,203	0,427	0,010	-0,112	-0,187	0,446
Fe	-0,075	0,363	-0,122	0,455	0,314	0,238	-0,203	1	0,025	0,471	-0,677	0,581	0,113
Zn	0,330	-0,241	0,584	0,595	0,634	0,679	0,427	0,025	1	0,128	-0,188	-0,290	0,712
Mn	0,162	-0,138	0,248	0,615	0,356	0,487	0,010	0,471	0,128	1	-0,259	0,131	0,181
A. Grossa	0,299	-0,655	0,186	-0,416	-0,349	-0,197	-0,112	-0,677	-0,188	-0,259	1	-0,774	-0,295
Silte	-0,445	0,767	-0,656	0,011	-0,129	-0,305	-0,187	0,581	-0,290	0,131	-0,774	1	-0,377
Argila	0,235	-0,200	0,718	0,591	0,704	0,748	0,446	0,113	0,712	0,181	-0,295	-0,377	1

Os valores em negrito são diferentes de 0 com um nível de significância $\alpha=0,05$

Figura 9 – Análise de componentes principais para dados de solo.

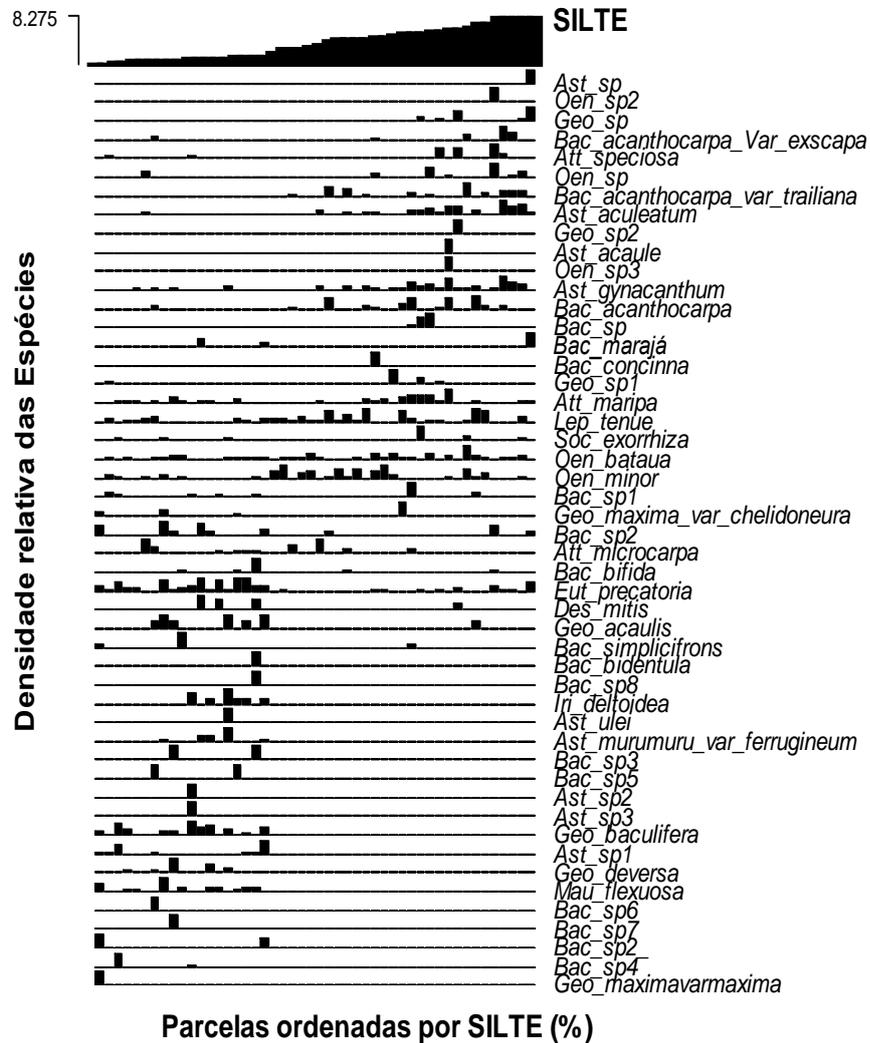


Análise de componentes principais – ACP, para dados de nutrientes (cálcio – Ca, magnésio – Mg, fósforo – P, zinco – Zn, potássio – K, manganês – Mn, ferro – Fe, alumínio – Al, soma de bases – SB e capacidade de troca catiônica – CTC) e granulometria (porcentagem de silte, areia e argila) no solo coletados em 48 parcelas permanentes na ESEC Cuniã, Porto Velho, Rondônia.

A análise de componentes principais – ACP (figura 9) mostra que existe significativa variação entre parcelas de terra firme e ripárias. O silte é o componente mais importante para as parcelas de terra firme enquanto argila é mais expressiva para parcelas ripárias. O primeiro e segundo eixo da ACP explicaram 73,32 % da variação dos dados.

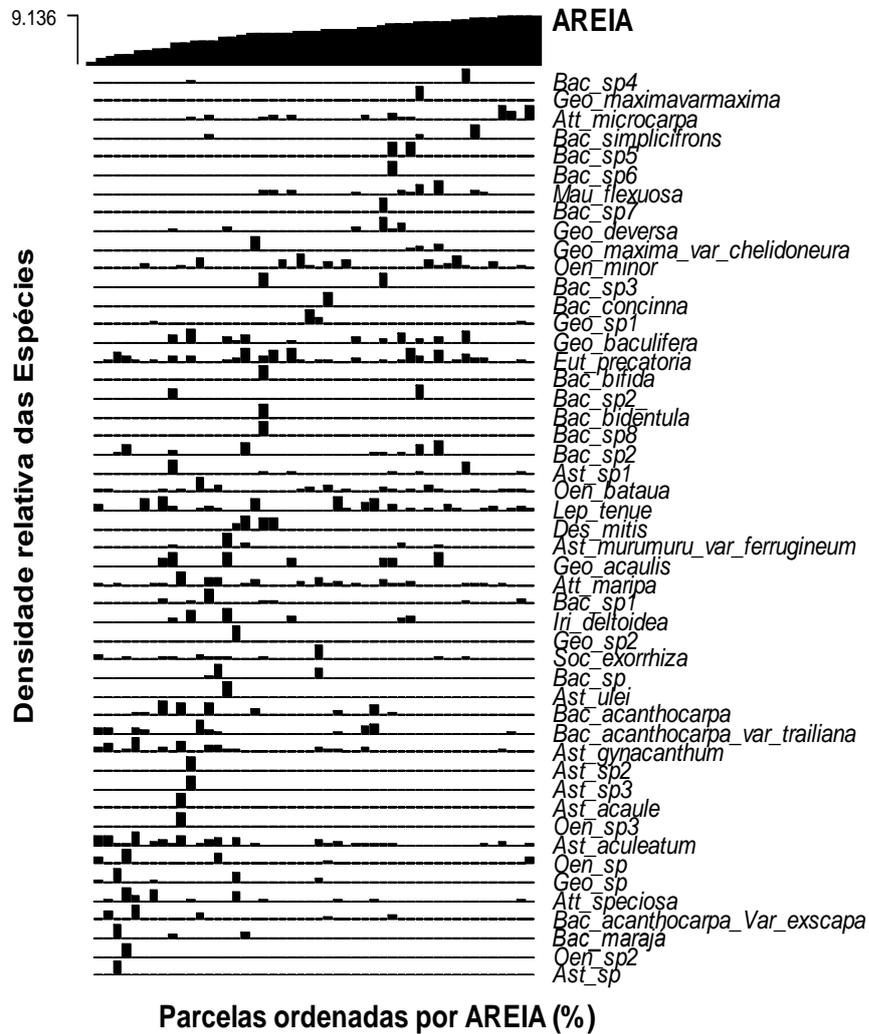
As ordenações diretas feitas a partir da densidade das espécies nas parcelas em função dos gradientes de granulometria do solo, mostram a influência direta de cada componente sobre a estrutura das assembleias de palmeiras (figuras 10, 11 e 12).

Figura 10 – Parcelas ordenadas por silte (%).



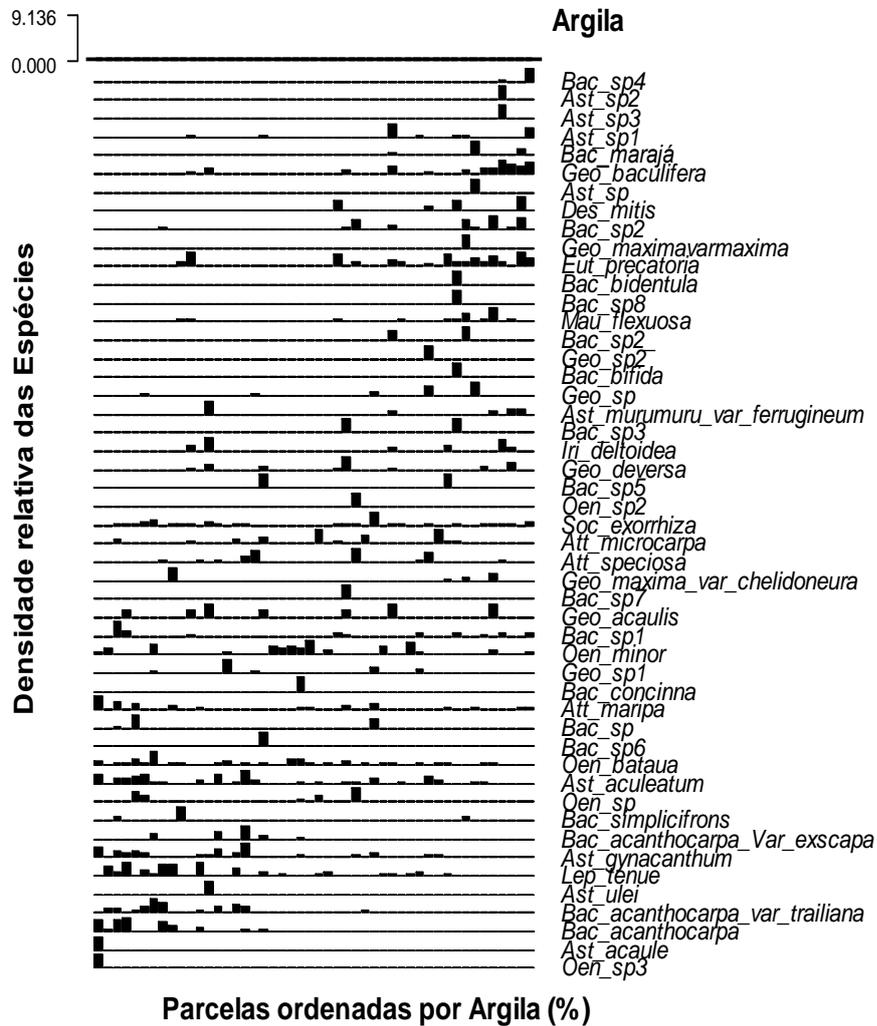
Ordenação simples direta obtida a partir da densidade relativa de espécies de palmeiras ordenadas pelo gradiente de porcentagem de silte no solo em 48 parcelas permanentes na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

Figura 11 – Parcelas ordenadas por areia (%).



Ordenação simples direta obtida a partir da densidade relativa de espécies de palmeiras ordenadas pelo gradiente de porcentagem de areia no solo em 48 parcelas permanentes na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

Figura 12 – Parcelas ordenadas por argila (%).



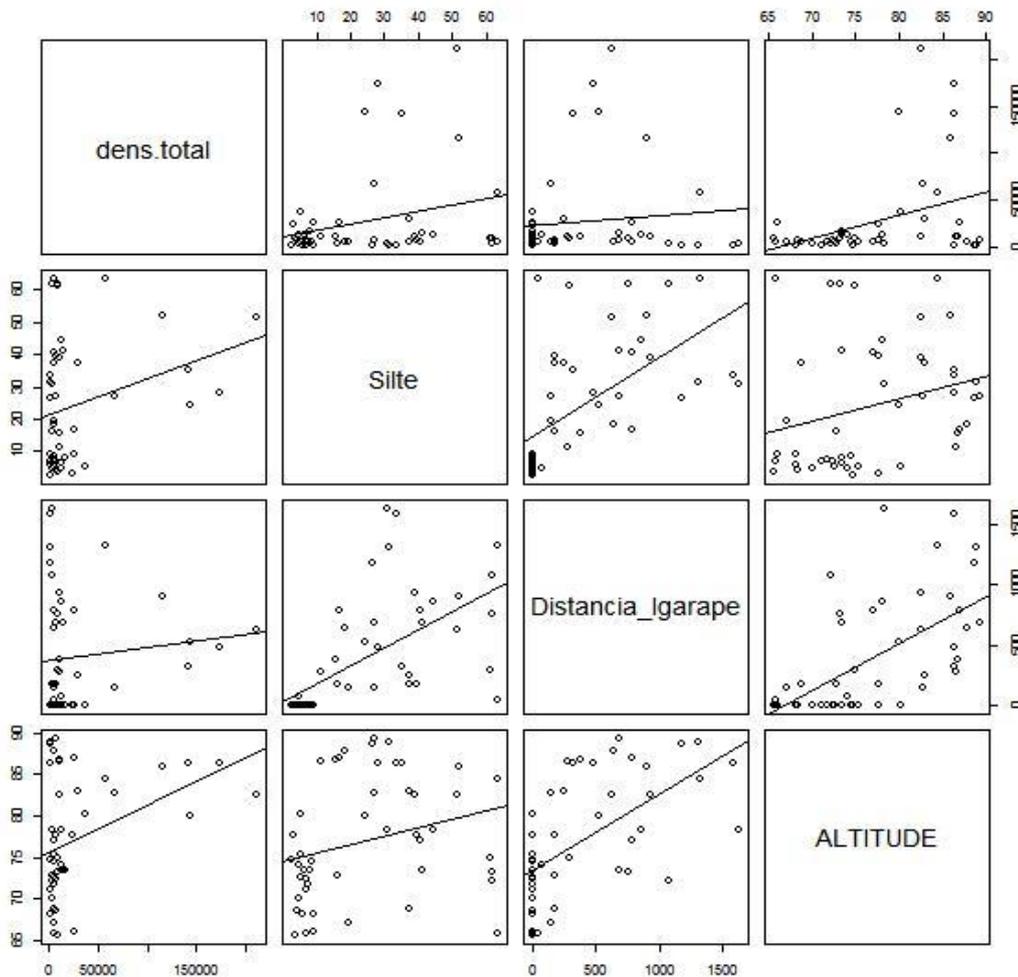
Ordenação simples direta obtida a partir da densidade relativa de espécies de palmeiras ordenadas pelo gradiente de porcentagem de argila no solo em 48 parcelas permanentes na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

Dos componentes de granulometria, a porcentagem de silte apresentou a melhor estruturação na comunidade de palmeiras (figura 10). Em relação ao silte, resultados similares foram apresentados por (SOUSA, 2007) em estudo com comunidade de palmeiras na BR 319, também área de interflúvio.

As variáveis mais significativas para a comunidade de palmeiras na ESEC Cuniã são silte, distância do igarapé e altitude com coeficiente de R^2 de 0,2213 e p -value = a 0,002821 (figura 13). Essas variáveis apresentaram correlação positiva com a dispersão das espécies de palmeiras. A distância do igarapé comprova os resultados obtidos pela MDS onde se observa a

separação entre parcelas de terra firme e ripárias como um forte estruturador da distribuição das espécies.

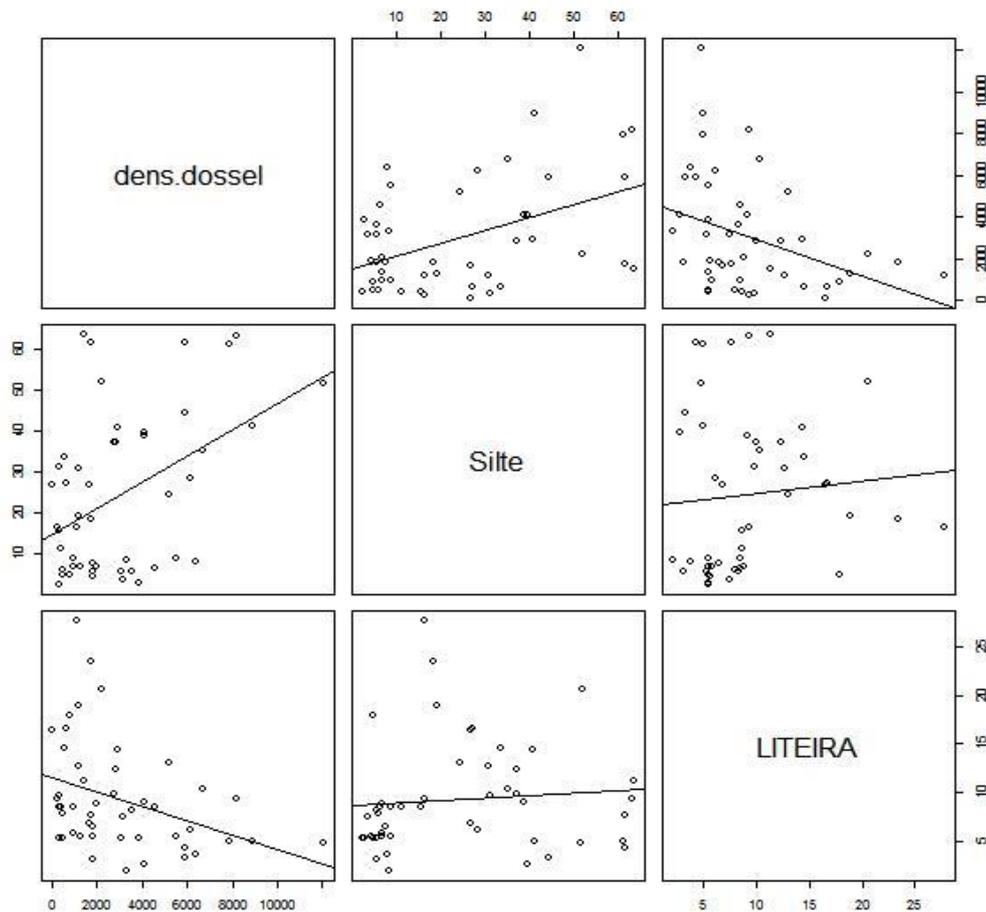
Figura 13 – Regressões múltiplas: densidade total.



Regressões múltiplas entre densidade total de espécies de palmeiras e variáveis predictoras de silte distância do igarapé e altitude, mostradas pelo modelo com maior índice de correlação com a assembleia de palmeiras.

A variação de altitude entre as parcelas está entre quatro e oito metros, no entanto a presença de barrancos próximos aos igarapés afeta o regime de inundação local, o que influencia a estrutura da comunidade de palmeiras na área.

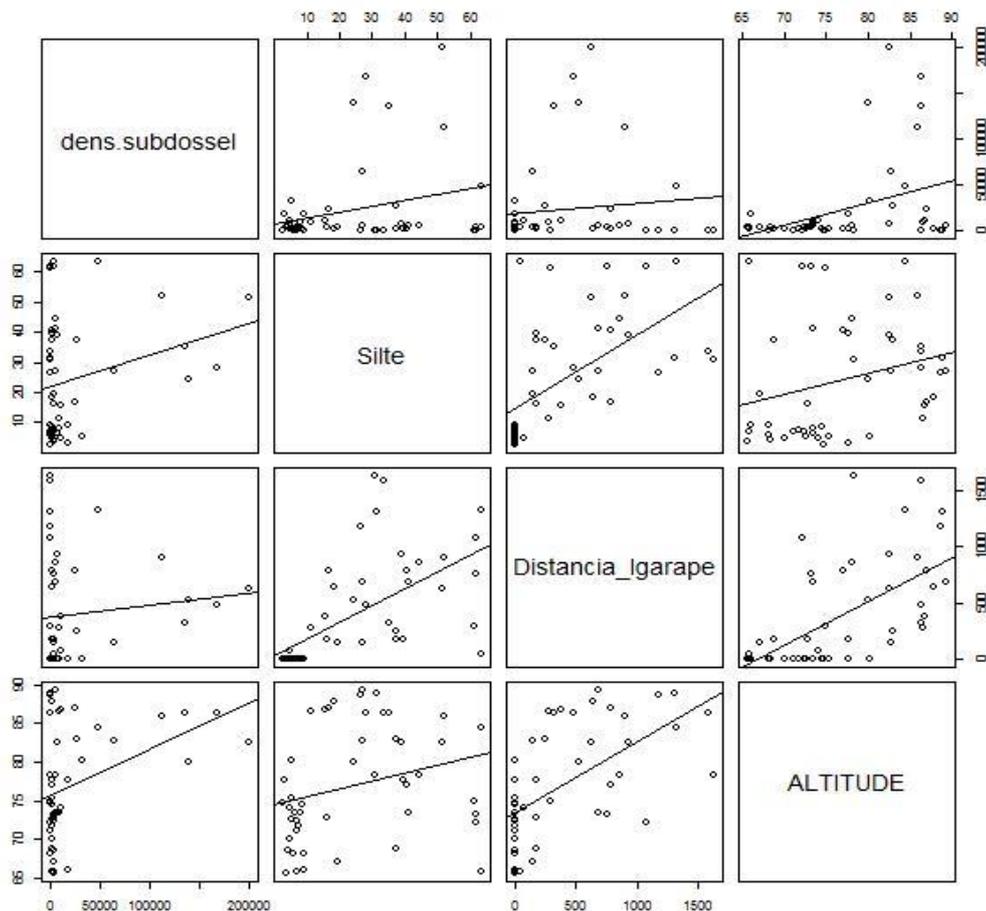
Figura 14 – Regressões múltiplas: palmeiras do dossel.



Resultado das regressões múltiplas entre densidade de palmeiras de dossel encontradas em 48 parcelas na ESEC Cuniã e variáveis preditoras mais importantes obtidas no modelo de regressão (porcentagem de silte e profundidade (cm) de liteira).

A importância dos gradientes ambientais diferiu entre as espécies de acordo com o porte. Para palmeiras do dossel, as variáveis mais significativas são silte e liteira com R^2 de 0,3301 e $p\text{-value} = 4.579e-05$. A mudança na profundidade da camada de liteira nas parcelas apresentou correlação negativa com a composição das espécies (figura 14). As espécies de desenvolvimento tardio e que chegam ao dossel estão são mais frequentes em parcelas onde a quantidade de folheto é menor.

Figura 15 – Regressões múltiplas: palmeiras do subdossel.

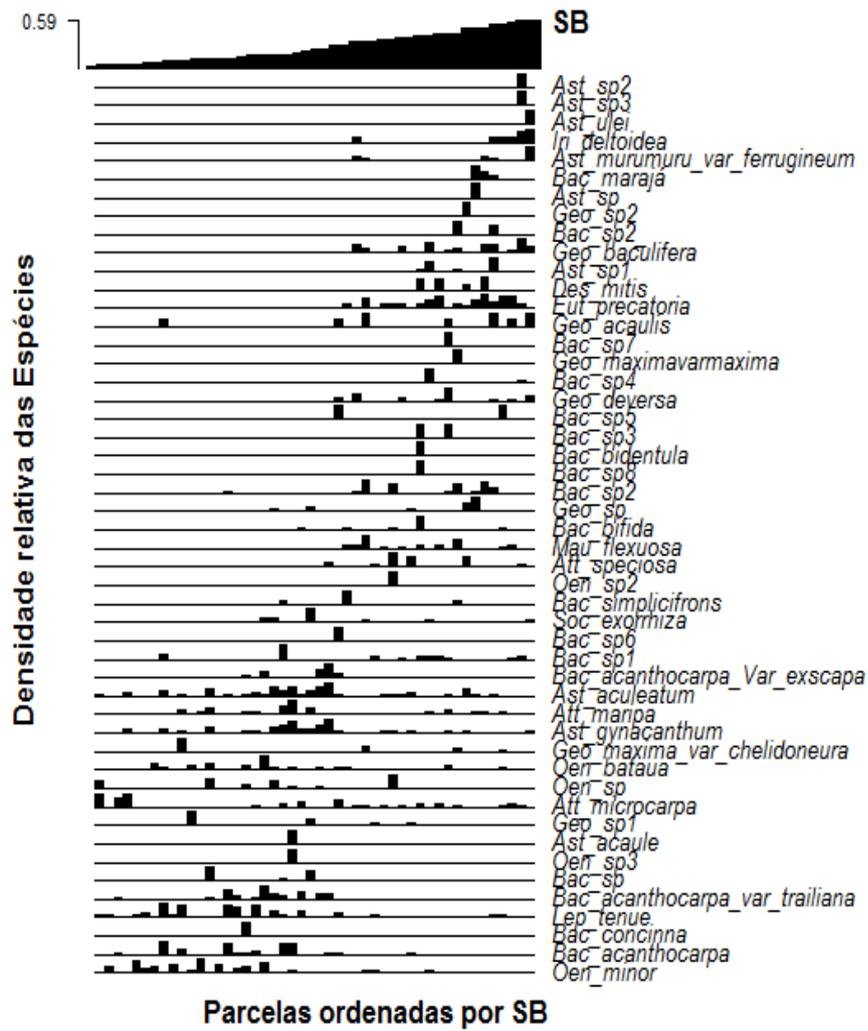


Resultado das regressões múltiplas entre densidade de palmeiras do subdossel encontradas em 48 parcelas na ESEC Cuniã e variáveis preditoras obtidas a partir do modelo de regressão (porcentagem de silte, distância do igarapé (m) e altitude (m)).

As espécies de pequeno porte do subdossel, respondem de forma mais significativa as variáveis de silte, distância do igarapé e altitude (figura 15), o R^2 foi de 0,2196 e $p\text{-value} = 0,002954$.

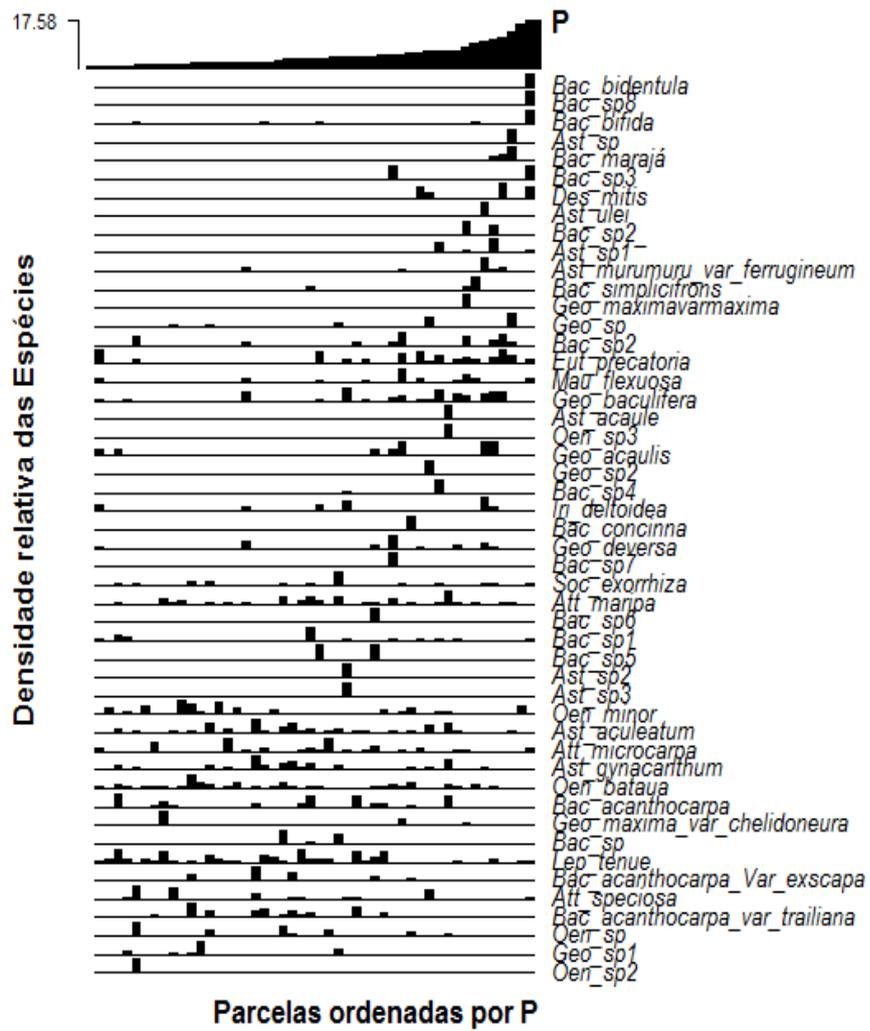
Com relação aos nutrientes do solo, as variáveis que com maior estruturação na comunidade de palmeiras foram soma de bases e fósforo e CTC. As figuras 16, 17 e 18 mostram as ordenações diretas obtidas com estas variáveis. De forma a verificar se os gradientes de nutrientes atuam de forma distinta entre parcelas de terra firme e ripárias foi realizado análise de regressões e os gráficos de dispersão são apresentados nas figuras 16, 17 e 18.

Figura 16 – Parcelas ordenadas por SB.



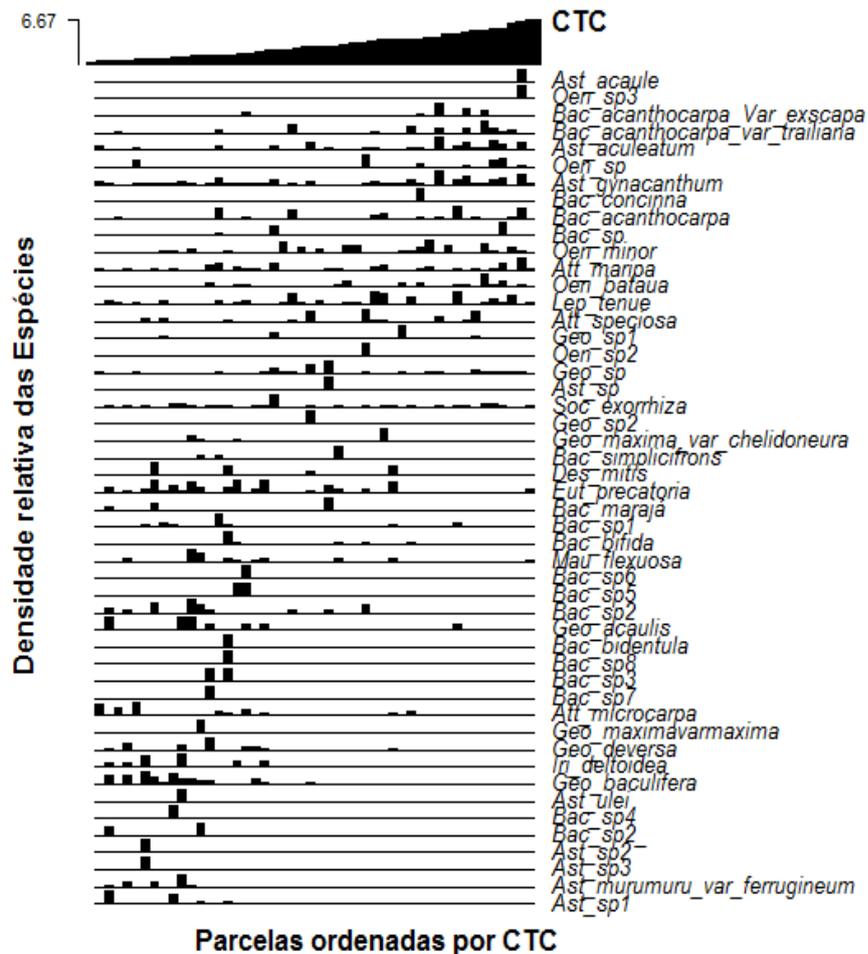
Ordenação simples direta obtida a partir da densidade relativa de espécies de palmeiras ordenadas pelo gradiente de soma de bases em 48 parcelas permanentes na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

Figura 17 – Parcelas ordenadas por P.



Ordenação simples direta obtida a partir da densidade relativa de espécies de palmeiras ao longo do gradiente de fósforo em 48 parcelas permanentes na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

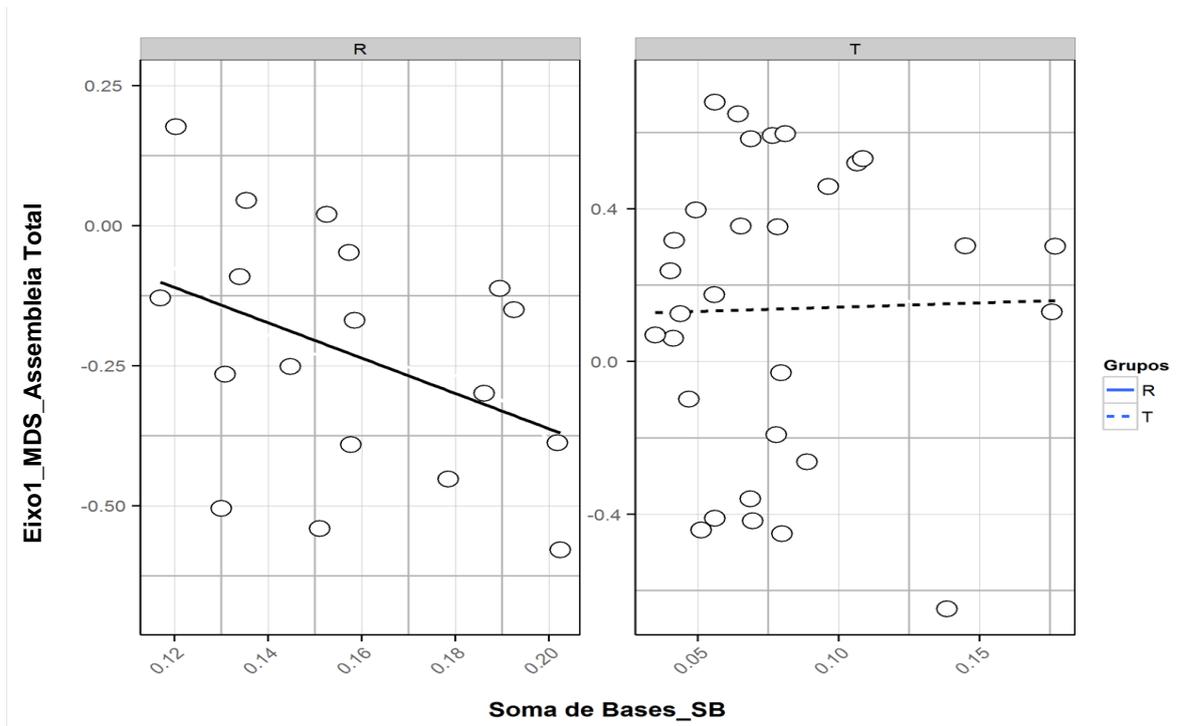
Figura 18 – Parcelas ordenadas por CTC.



Ordenação simples direta obtida a partir da densidade relativa de espécies de palmeiras ao longo do gradiente de capacidade de troca catiônica – CTC em 48 parcelas permanentes na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

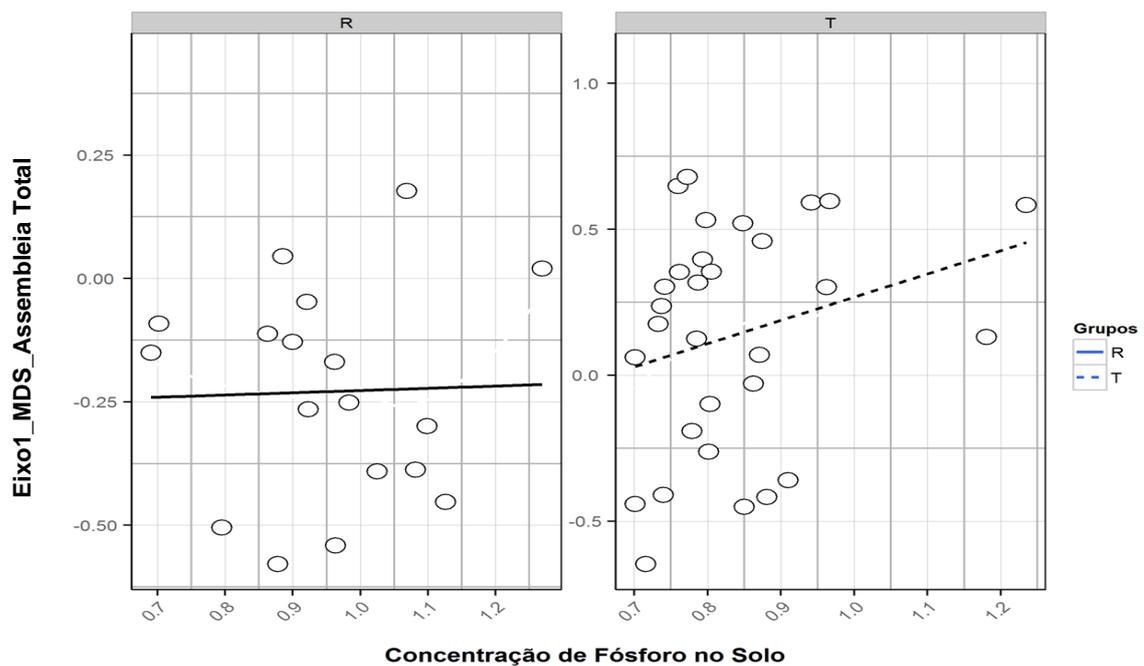
A soma de bases (SB) mostrou correlação negativa para a assembleia de palmeiras em parcelas ripárias e baixa influencia para parcelas de terra firme (figura 19). Já a concentração de Fósforo no solo afeta mais parcelas de terra firme que ripárias.

Figura 19 – Resultados gráficos das regressões múltiplas: SB.



Resíduos entre eixo de ordenação da MDS feita com dados de palmeiras e a variável de soma de bases (SB) em 48 parcelas na Estação Ecológica do Cuniã (Porto Velho – Humaitá, Rondônia, Brasil).

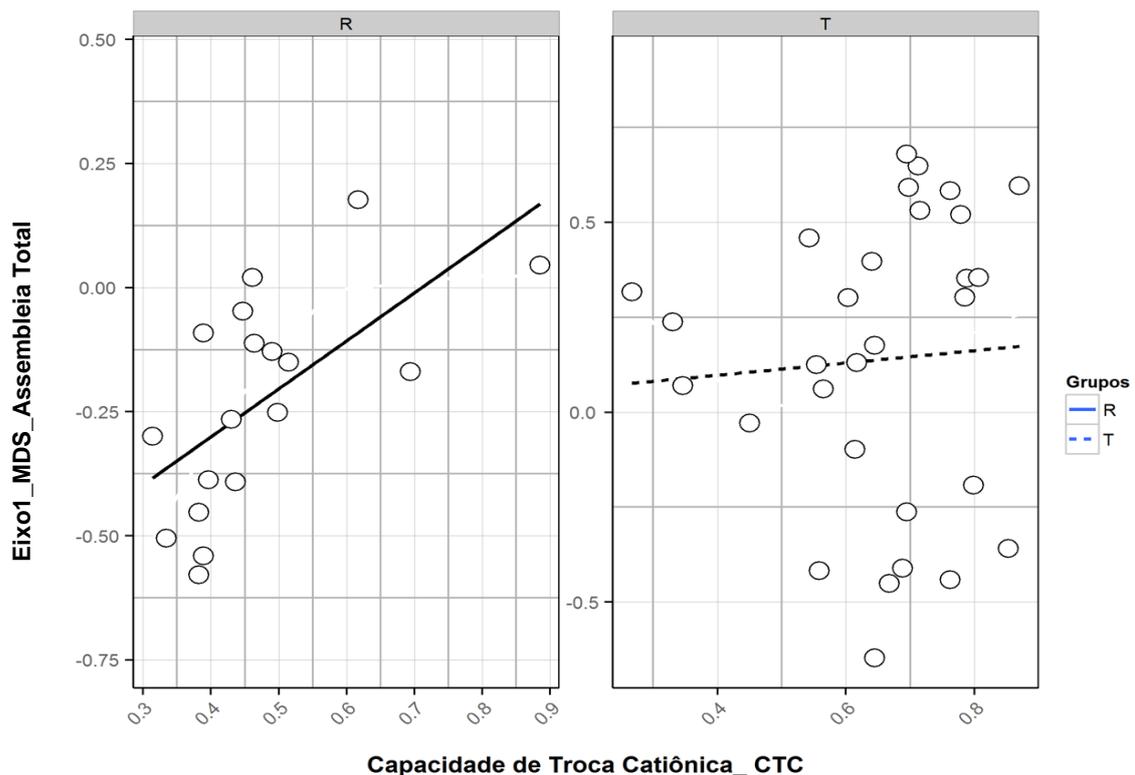
Figura 20 – Resultados gráficos das regressões múltiplas: P.



Resultados gráficos das regressões múltiplas (resíduos) entre eixo de ordenação da MDS feita com dados de palmeiras e a variável da concentração de fósforo (P) em 48 parcelas na Estação Ecológica do Cuniã (Porto Velho – Humaitá, Rondônia, Brasil).

A capacidade de troca catiônica (CTC) do solo também apresentou resultado positivo para a estruturação da comunidade de palmeiras na ESEC Cuniã. Os valores de CTC apresentaram média de 3,14, com amplitude de variação de 0,85 a 6,67. Esses valores mostram a baixa capacidade de troca de cátions no solo, principalmente nas áreas mais arenosas onde os cátions do solo são mais dificilmente retidos. Com a baixa capacidade de reter os nutrientes as espécies com maior exigência nutricional tendem a ocorrer, preferencialmente, nas áreas onde a concentração de cátions no solo é maior como mostra a figura 21. Os maiores valores de CTC foram encontrados nas parcelas onde predomina solo do tipo argissolo seguido dos gleysolo o que está de acordo com a capacidade de retenção das partículas de cátions enquanto as parcelas de latossolo e neossolo devido sua textura mais arenosa possui capacidade inferior de reter os cátions o que afeta diretamente a permanência dos nutrientes por período maior no solo e sua disponibilidade para as plantas, havendo grandes perdas por lixiviação.

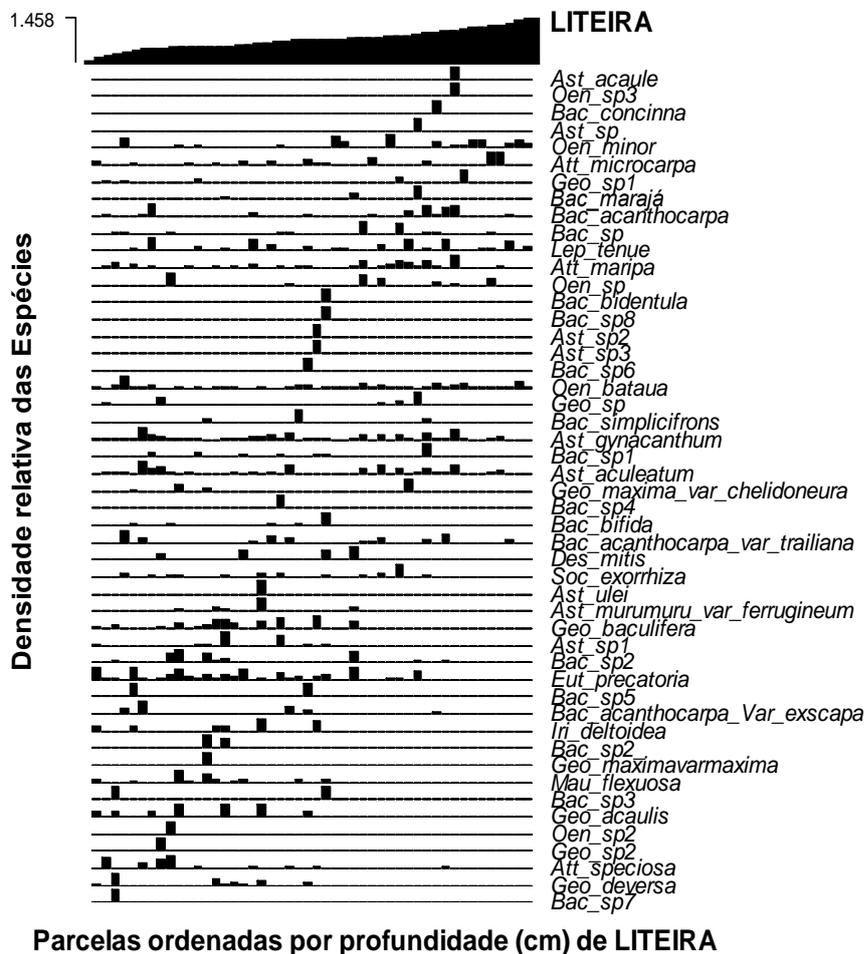
Figura 21 – Resultados gráficos das regressões múltiplas: CTC.



Resultados gráficos das regressões múltiplas (resíduos) entre eixo de ordenação da MDS feita com dados de palmeiras e a variável de capacidade de troca catiônica em 48 parcelas na Estação Ecológica do Cuniã (Porto Velho – Humaitá, Rondônia, Brasil).

A profundidade de liteira também apresentou correlação positiva com a distribuição das espécies, no entanto este gradiente afeta mais as espécies de subdossel do que as espécies do dossel (figura 22). É possível observar que existe um gradiente estruturador onde espécies de como *Geonoma acaulis*, *Geonoma Baculifera*, *Geonoma deversa*, *Bactris acanthocarpa* e *Desmoncus mitis* tem sua distribuição restrita as áreas com baixa profundidade de liteira enquanto outro grupo de espécies não tem sua distribuição restrita a este gradiente. O gráfico indica, portanto, que espécies de porte diferente respondem de forma distinta ao gradiente de liteira no solo.

Figura 22 – Parcelas ordenadas por profundidade (cm) de liteira.



Resultados gráficos das regressões múltiplas: ordenação simples direta obtida a partir da densidade relativa de espécies de palmeiras ao longo do gradiente de profundidade (cm) de liteira medidas em 48 parcelas permanentes na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

3.4 Discussão: variáveis ambientais

A variação no tipo e composição do solo afeta a distribuição das espécies na área de forma significativa. Ela tem relação positiva com a distribuição das espécies afetando de forma diferente espécies do dossel e do subdossel e a quantidade de nutrientes disponíveis no tipo de solo. Resultados similares foram encontrados por Souza et al. (2014) em florestas de terra firme na Amazônia Central

O tipo de solo predominante na área é o argissolo vermelho amarelo, seguido do latossolo vermelho amarelo, há algumas unidades, no entanto, onde o tipo de solo é o gleyssolo ou neossolo quatzarênico. A ESEC Cuniã apresenta baixos valores de nutrientes no solo, com pequenas variações entre as unidades amostrais estudadas. De acordo com ACP a concentração de nutrientes e porcentagem de Silte, Areia e Argila variam entre parcelas ripárias e terrestres. Existe uma evidente separação entre os dois tipos de unidades amostrais de acordo com as condições edáficas e nutricionais do solo.

A ordenação da comunidade de Palmeiras apresentou forte estruturação com as concentrações de silte (figura 10). A relação entre distribuição de palmeiras e porcentagem de Silte, já foi registrado por (SOUSA, 2007) em área de terra firme na Amazônia Central e por Costa et al., (2008). O Silte mostra uma relação positiva para as espécies de palmeiras em especial espécies de pequeno a médio porte

As figuras 10, 11 e 12 mostram a estruturação da comunidade de palmeiras em função da textura do solo. Areia e argila foram os componentes que apresentaram menor estruturação na comunidade de palmeiras indicando que o silte é o fator mais determinante localmente para as espécies.

Para a região do interflúvio Purus-Madeira, as porcentagens de silte, areia e argila variam entre os locais, o que resulta em respostas variadas as espécies as condições edáficas. No entanto em todos os locais as espécies respondem em diferentes graus de influência a esse fator. Em áreas tropicais, as condições topográficas variam de acordo com a escala. Porém, estudos mostram que localmente a topografia é fator relevante na distribuição espacial e na estrutura geral da floresta. Isso se explica, em parte, porque a topografia, frequentemente, corresponde às mudanças nas propriedades físicas do solo, em especial no regime hidrológico (afetando os processos de infiltração e tempo de permanência da água no solo) e da fertilidade.

A variabilidade no solo resulta em condições diversas de disponibilidade de nutrientes mesmo em locais próximos. A determinação das espécies ocorrentes em cada parcela pode estar relacionada a fatores como disponibilidade de nutrientes e a textura do solo.

A importância das variáveis ambientais em contraste com os efeitos da distância espacial determinando os padrões florísticos das comunidades de plantas neotropicais foi avaliada em uma série de estudos (DUIVENVOORDEN et al. 2002, TUOMISTO et al. 2003, VORMISTO et al. 2004a e JONES et al. 2006., TER STEEGE et al., 2008) onde se relata que os gradientes de fertilidade do solo e períodos de seca estão ligados aos padrões espaciais de composição florística, assim como relacionado à distribuição espacial das diferentes fisionomias florestais, como mostrado por Souza et al. (2010).

Esse conjunto de trabalhos em regiões neotropicais indica forte contribuição das variáveis ambientais de solo, topografia e água (TUOMISTO et al. 2003b; JONES et al., 2006), por outro lado, os estudos em mesoescala demonstraram forte contribuição da distância geográfica (VORMISTO et al. 2004a; NORMAND et al., 2006). Para as palmeiras da ESEC Cuniã a distância do igarapé tem correlação positiva com as espécies do subdossel, mostrando que algumas espécies têm ocorrência exclusiva nessas áreas. Estudos em florestas inundáveis comprovam que a composição florística destas áreas difere daquelas de terra firme (PAROLIN et al., 2004). Tal variação está relacionada às mudanças nos filtros ambientais tais como a textura do solo, disponibilidade de nutrientes e umidade. Foi identificado que 11 espécies de palmeiras possuem ocorrências exclusivas em parcelas ripárias indicando a clara preferência por este tipo de ambiente, reforçando os padrões encontrados para a região.

Com relação à contribuição do silte, sua importância na estruturação de palmeiras já foi registrada em outros estudos na região (SOUSA, 2007, COSTA et al., 2008). O silte mostra relação positiva para as espécies de palmeiras, em especial espécies de pequeno a médio porte encontradas no subdossel da floresta. Para a textura do solo ela é o fator mais relevante para tais espécies.

Sabe-se que os fatores ambientais e biológicos influenciam a distribuição das espécies de plantas nos ambientes e que ela pode ser de positiva, facilitando a colonização, desenvolvimento e permanência da espécie, ou negativa, na forma de inibição ou limitação da espécie na área. As correlações observadas entre várias características do solo seguem padrões gerais consistentes com outros estudos sobre solos tropicais, como mostram os resultados das ordenações

diretas à mudança gradual do gradiente, que também resulta da mudança da riqueza e composição de espécies nas parcelas estudadas.

A contribuição de fatores ambientais também pode mudar com a escala de estudo (NORMAND et al., 2006) ou, alternativamente, pode ser afetado pela extensão do gradiente ambiental (JONES et al., 2006). Dessa forma, visualizam-se as discordâncias sobre como os componentes ambientais e geográficos mudam com a escala e contribuem para o surgimento de modelos em todos os grupos de plantas.

A topografia é reconhecida como um dos fatores com forte influência na distribuição de espécies vegetais em florestas tropicais (KINUPP; MAGNUSSON, 2005; COSTA, et al., 2005; COSTA, 2006). A comunidade de palmeiras da ESEC Cuniã apresentou forte estruturação com os teores de silte seguido dos teores de argila. Areia foi o fator granulométrico com menor correlação na estrutura da comunidade.

É possível, portanto, afirmar que o silte é forte estruturante das assembleias de palmeiras na região do interflúvio Purus-Madeira. Porém, apesar dos resultados positivos, a enorme heterogeneidade na composição do solo em toda a região mostra que, em áreas diferentes, a resposta das espécies pode estar relacionada mais à argila, como encontrado por Vormisto et al. (2004), o que sugere que espécies do porte diferente respondem de forma distinta quanto à granulometria do solo.

Mesmo com a variação na resposta das espécies aos fatores granulométricos, a influência do solo na distribuição das espécies é evidenciada em todos os estudos citados, confirmando a importância da topografia e solo sobre as comunidades vegetais.

Estudos realizados a partir de 1980 já evidenciavam a importância do solo e topografia sobre a composição vegetal (CHAVEUL, et al., 1987), e esses fatores são os maiores condicionantes da distribuição de espécies vegetais e da estrutura de suas comunidades, em escalas local e regional (SOLLINS, 1988; LIEBERMAN et al., 1985; KUBOTA et al., 2004). A comunidade de palmeiras, por exemplo, se distribui em três zonas de acordo com as condições hidromórficas do solo: solos bem drenados (platô, topo, vertente), solos pobremente drenados (zona de transição) e solos sazonalmente inundados (igarapés).

Mais recentemente, a relação entre topografia e a distribuição das espécies foi mostrada por Coblenz; Riitters, (2004) e Kreft (2007), evidenciando também que os padrões em grande escala da diversidade de espécies de plantas estão relacionados à heterogeneidade topográfica.

A topografia afeta distribuições de plantas indiretamente, modulando outros fatores ambientais, como as condições do solo, hidrologia, exposição ao vento, temperatura e frequência de nevoeiro, bem como a estrutura da floresta e dinâmicas (SVENNING, 2001 a). Associada a outros fatores, a topografia pode determinar a distribuição de espécies de palmeiras.

Na ESEC Cuniã, existe pouca variação topográfica, diferentemente de áreas da Amazônia central onde a variação no terreno é mais evidente. No entanto, mesmo em áreas com pouca variação, as espécies tendem a responder localmente às mudanças que ocorrem. Tal fator fica evidente na resposta individual das espécies que apresentam distribuição de acordo com a composição do solo e a drenagem do terreno que está diretamente relacionada à variação topográfica local.

Segundo Gandolfi (2000), a declividade da superfície do solo produz uma variedade de situações ambientais, tais como: gradientes de umidade no solo entre o topo e a base da vertente; favorecimento do transporte de partículas de solo ao longo do perfil; interferência na organização vertical do dossel, ocasionando variações nos ângulos de penetração e distribuição de luz no interior de florestas; promoção da aparente elevação da copa de indivíduos menores e mais jovens de áreas superiores, de modo que alcancem mais rápido o dossel em áreas de declividade acentuada; variação no tempo de incidência de radiação durante o ano (mais nas áreas elevadas que nas inferiores) e geração de aspecto de degraus no estrato arbóreo. Com grande variação no tipo de hábito e no porte entre as espécies, a variação neste gradiente na área, mesmo que de forma sutil, afeta positivamente a distribuição das espécies de palmeiras. A influência das variações microtopográficas foi registrada em outros estudos, como Silvertown et al. (1999), onde observaram que, mesmo na ausência de variação topográfica acentuada, ocorre diferenciação de nichos ao longo de um gradiente de condições hidrológicas. Vistas como fator isolado, as microvariações encontradas na área não são suficientes para explicar a distribuição das espécies locais, no entanto, como mostra o resultado da análise de ordenação, é parte do conjunto de fatores responsáveis pelo padrão estrutural da paisagem local. Todos esses aspectos contribuem para a criação de microclimas na área, com influência direta na formação e composição da vegetação local. Portanto, a variação topográfica que permite a formação de áreas inundáveis por determinados períodos do ano contribui para o surgimento de diversos gradientes que afetam de forma diferenciada nas espécies locais.

Ainda sobre a distribuição topográfica das espécies, Borchsenius e Skov (1997) sugerem que, em grande escala, a distribuição está fortemente relacionada à altitude, enquanto Salm et al., (2007) e Kahn; Mejía, (1987) mostram que, em escala local, a abundância de espécies de palmeiras varia individualmente com a posição topográfica. Em vista da ampla heterogeneidade

ambiental das florestas tropicais, ambos os estudos apresentam resultados consistentes sobre o comportamento das espécies locais. Porém, a discussão sobre a variação das condições topográficas em diferentes escalas abre novos questionamentos para a real interferência dos fatores topográficos sobre as espécies de plantas em regiões tropicais.

Com relação aos nutrientes do solo, as variáveis com maior estruturação na comunidade de palmeiras foram soma de bases e fósforo e CTC (ordenações diretas – figuras 16, 17 e 18 e correlações – figuras 19, 20 e 21). Para ambas as variáveis, o resultado da análise mostra que algumas espécies possuem ocorrência influenciada pela concentração desses nutrientes no solo. A soma de bases e o CTC mostram que algumas espécies possuem ocorrência onde a concentração e capacidade do solo dos nutrientes é maior. Estes, portanto, também são fatores estruturadores das assembleias de palmeiras na área. A relação positiva entre o CTC e espécies de palmeiras também foi registrada por Sousa (2007). Os demais nutrientes investigados apresentaram baixa estruturação para a comunidade de palmeiras.

Para o grupo de palmeiras na ESEC Cuniã, assim como em outras áreas da Amazônia, as condições de textura e nutrientes têm se mostrados fortes estruturantes na distribuição das espécies, reforçando a importância destes fatores na dinâmica do grupo.

A profundidade de liteira apresentou correlação positiva com a estruturação da comunidade de palmeiras. A quantidade de matéria orgânica no solo é diretamente relacionada à produção de liteira. Em áreas tropicais, a dinâmica da floresta é, em parte, determinada pelos processos de decomposição e ciclagem de nutrientes provenientes da queda de folhas, frutos, ramos e demais materiais que, pelo processo de decomposição, serão ciclados pela vegetação.

3.5 Conclusão: variáveis ambientais

O solo e a topografia afetam positivamente as populações de palmeiras na ESEC Cuniã. Para a textura do solo o componente mais importante é o silte, sendo importante tanto para espécies do dossel como do subdossel da floresta.

Para os nutrientes o CTC e SB são os mais relevantes para as espécies de palmeiras. No entanto, afetam tanto espécies do dossel como as de pequeno porte, mostrando que existe ampla variação de respostas às condições nutricionais do solo pelas espécies de palmeiras.

A liteira também apresentou resultado positivo com a distribuição das espécies na área. Porém tem correlação maior com as espécies do dossel, o que pode estar ligado à dinâmica de

germinação e crescimento dessas plantas. A topografia mediada pela altitude também é importante para as palmeiras, mas a influência deste fator pode estar associada aos outros gradientes locais, como concentração de nutrientes.

4 Importância das condições hidrológicas na distribuição de palmeiras (*Arecaceae*) na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira.

4.1 Introdução: condições hidrológicas

A influência da água no desenvolvimento e estrutura da vegetação tem sido discutida como um dos fatores que afetam a composição dos grupos vegetais em florestas tropicais. Medidas deste gradiente foram realizadas pela distância do corpo d'água mais próximo ou medidas de umidade do solo (NORMAND et al., 2006; VORMISTO; TUOMISTO; OKSANEN, 2004b). Segundo Tomasella e Hodnett (1998), a disponibilidade de água no solo depende de um conjunto de variáveis, como as chuvas, o tipo de solo (mais argiloso ou mais arenoso) e a altitude do terreno, esse último como determinante da distância para o lençol freático.

Relações entre a hidrologia, solo e a distribuição de espécies são dos processos explorados em estudos e relatados na literatura (GIEHLe JARENKOW, 2008; OLIVEIRA et al., 2008; RIBEIRO, 1981). No entanto, apenas recentemente, o estudo das relações funcionais entre a vegetação e o comportamento hidrológico está recebendo abordagem integrada. Esse novo viés está ligado ao fato de que as relações diretas e indiretas entre hidrologia e vegetação permitem avaliar as variações na estrutura florestal e, conseqüentemente, a distribuição das espécies em diversas escalas. A dinâmica dos grupos vegetais, por exemplo, as taxas de mortalidade e recrutamento de indivíduos é afetada pelas variações nas condições de disponibilidade hídrica e umidade do solo.

O estabelecimento de relações funcionais entre parâmetros estruturais e florísticos da vegetação e hidrologia podem prever estrutura e composição florística em áreas ainda desconhecidas a partir de parâmetros hidrológicos facilmente mensuráveis e prever a resposta das comunidades vegetais a mudanças nas condições hidrológicas originais. Com a investigação da disponibilidade de água no solo, é possível integrar suas informações a outras variáveis como condições edáficas e topográficas locais para interpretação do comportamento das espécies frente às variações ambientais locais.

Uma das discussões sobre os estudos destes gradientes como preditores da colonização das espécies em diferentes áreas está relacionada à escala usada para a investigação do gradiente climático.

Segundo Eiserhardt et al. (2011), os estudos em pequena escala de padrões de distribuição surgiram desde a década de 1970 (por exemplo, WHITTAKER, 1975) cujos resultados enfatizam como as espécies e comunidades respondem a gradientes ambientais e como a diversidade de espécies é mantida localmente (CONNELL, 1978). Ainda segundo esse autor, recentemente, estudos macro ecológicos tentam elucidar padrões estatísticos gerais de abundância, distribuição, tamanho do corpo e diversidade de espécies em escalas maiores (BROWN; MAURER, 1989). Porém, apesar de o interesse pelo comportamento das espécies em vista das variações ambientais ser relativamente antigo, a compreensão do que determina a distribuição e a dinâmica da diversidade de espécies continua a ser um grande desafio (PENNISI, 2005).

O problema da escala está diretamente relacionado às características dos locais. Em florestas amazônicas, por exemplo, a enorme variação de condições de solo, relevo e quantidade de água disponível é tão variável que, mesmo entre áreas próximas, a resposta das espécies ao mesmo gradiente pode variar.

Trabalhos desenvolvidos na região do interflúvio Purus-Madeira (COSTA et al., 2009; SOUSA, 2007; ZUQUIM, 2006) encontraram resposta positiva das espécies de palmeiras, ervas e samambaias aos gradientes de granulometria, topografia e nutrientes; no entanto, a resposta das espécies a cada um dos gradientes foi bem variada. Essa variação na resposta das espécies está ligada às variações ambientais da região, onde o padrão de precipitação e ausência de topo e sequências definidas confere, ao longo do interflúvio, muitos canais de escoamento da água e poças temporárias formadas pela ação de chuvas locais. Tais características ecológicas determinam, para a região, gradientes hidrológicos e edáficos peculiares a serem estudados.

Diversos autores (MOULATLET, 2012; MOULATLET et al., 2014b; ZALEWSKI, JANAUER e JOLÁNKAI, 1997) têm destacado que relações hídricas indiretas nem sempre permitem entendimento integrado na relação solo-hidrologia-vegetação, sobretudo a influência de escalas mais finas que atuam nos padrões de diversos grupos de plantas onde predominam micro relevos e a altitude varia muito pouco (SILVERTOWN et al., 1999); assim, tais áreas, como as encontradas nas florestas amazônicas, necessitam de maiores investigações.

Para Rodriguez, Tomasella e Linhares (2010), a partir do comportamento da vegetação influenciada diretamente pelo acúmulo das águas da chuva e da drenagem do solo, é possível estabelecer cenários de mudança frente às variações climáticas, de estrutura e padrões de distribuição das espécies. Assim, a realização de estudos que visam abordagens integradas entre as relações funcionais das espécies de palmeiras e o comportamento hidrológico local pode ser peça chave para estudo da dinâmica desse e de outros grupos vegetais em florestas tropicais.

Além dos estudos já citados, na Amazônia, as relações entre hidrologia e vegetação têm sido exploradas de maneira indireta a partir da relação entre fatores edáficos ou topográficos e hidrologia do solo (SOLLINS, 1998). Na ausência de medidas diretas de disponibilidade de água no solo, a textura do solo (COSTA, MAGNUSSON e LUIZAO, 2005; DE CASTILHO et al., 2006; TUOMISTO, RUOKOLAINEN e YLI-HALLA, 2003b; VORMISTO et al., 2000) e a distância relativa aos corpos d'água (DRUCKER, COSTA e MAGNUSSON, 2008b) são associadas a gradientes hidrológicos. Áreas com características hidrológicas similares, de modo geral, compartilham estrutura de vegetação, podendo ter espécies vegetais em comum.

No entanto a investigação das relações entre a distribuição de palmeiras e os fatores ambientais a elas associados têm mostrado que existem lacunas no conhecimento do grupo como: A variedade na composição local das espécies pode ser resultado da topografia? Até onde o solo é fator determinante para a distribuição das espécies? Em relação à hidrologia, as espécies respondem de forma distinta às variações locais de acordo com o porte das espécies? Cada fator ambiental topografia, solo e hidrologia atua de forma distinta nas espécies, ou estão diretamente correlacionados?

Os resultados têm ampliado o conhecimento do grupo na região e aberto novos questionamentos sobre o comportamento de palmeiras em florestas tropicais. No entanto, em vista da imensa área geográfica e grande heterogeneidade física e ambiental da região, há ainda muitas respostas a serem encontradas.

Os avanços têm ajudado na busca de melhores soluções para estudos de biodiversidade desse e de outros grupos na Amazônia, integrado informações entre estudos em diferentes locais, permitindo a análise em larga escala da distribuição dessas espécies e contribuído para planos mais eficientes de gestão, manejo e monitoramento de áreas tropicais.

Não obstante, alguns avanços ainda devem ser buscados para a compreensão da dinâmica de florestas tropicais. A maior parte dos estudos publicados está centrada na investigação

dos fatores abióticos (clima, química do solo, hidrologia e topografia), relações entre distribuição de palmeiras e fatores bióticos (estrutura da vegetação e interações entre espécies) ainda são escassas. Para Thomson (2005), as interações bióticas desempenham papel fundamental para a estrutura e funcionamento de comunidades e ecossistemas, podendo influenciar a distribuição e diversidade tanto em escala local como regional. A ocorrência de espécies de palmeiras nas florestas úmidas da região neotropical, às vezes, é fortemente influenciada por condições ambientais (SVENNING, 2001).

Pesquisas comprovam que a hidrologia e a topografia (KAHN e DE CASTRO, 1985; KAHN e DE GRANVILLE, 1992; KAHN, 1987; VORMISTO, TUOMISTO e OKSANEN, 2004b) são os principais fatores que controlam a distribuição de palmeiras em escalas locais. Svenning (2001) afirma que a ocorrência de espécies de palmeiras nas florestas úmidas da região neotropical está diretamente relacionada às condições ambientais locais. Embora muitas distribuições apresentem espécies de palmeiras que são fortemente influenciados pela heterogeneidade do micro-habitat, particularmente em relação à topografia, drenagem, altura do dossel da floresta ou fatores edáficos (BOLL et al., 2005; CLARK et al., 1995; SVENNING, 1999). Contudo, apesar da relação com estas condições que afetam de forma diferente cada espécie, em escala continental, padrões de riqueza de espécies de palmeiras parecem ser controlados principalmente pela disponibilidade de água (precipitação anual e número de dias úmidos), embora o solo e os fatores de grande escala, talvez processos históricos ou geométricas também sejam importantes (BJORHOLM et al., 2005). Outro estudo que afirma a importância da água e umidade do solo como controlador da diversidade de palmeiras foi o realizado por Normand et al. (2006) que afirmam que a umidade do solo é o principal fator para escalas locais enquanto a distância geográfica parece ser importante para condições mais amplas.

O presente estudo buscou, através da investigação do gradiente horizontal e vertical de drenagem, identificar a influência das condições hídricas locais sobre as assembleias de palmeiras na Estação Ecológica do Cuniã, no interflúvio Purus–Madeira.

4.2 Material e métodos: condições hidrológicas

Para estudo da relação entre os padrões de distribuição de palmeiras e as variáveis hidrológicas foi realizado o monitoramento de 30 piezômetros instalados nas parcelas de terra firme instaladas na Grade do Cuniã. Os dados obtidos com o monitoramento dos piezômetros

foram usados como medida para avaliar a influência da profundidade do lençol freático sobre a composição e distribuição das espécies de palmeiras.

Além do monitoramento da profundidade do lençol freático foram medidas as distâncias do igarapé mais próximo de cada parcela.

Distância vertical à drenagem mais próxima – as condições hídricas de um local são determinadas pela quantidade de água que chega ao solo (precipitação) e pelas condições de drenagem local, dadas pela topografia e tipo de solo. Grande parte da variação nas condições hídricas locais é determinada pela diferença de altura entre um ponto e o ponto mais baixo para onde a água pode escoar pela superfície, o que gera o potencial de drenagem (MOULATLET, 2012).

Embora a altitude medida sobre o nível do mar, em escala local, possa representar bem o potencial de drenagem de um ponto, isso geralmente não é verdadeiro na escala da paisagem. Isso acontece quando a altitude média varia ao longo da paisagem, o que faz com que pontos com diferentes altitudes tenham o mesmo potencial de drenagem (MOULATLET et al., 2014). Dessa forma, a altitude medida com relação ao nível do mar não é boa indicadora do potencial de drenagem para diferentes pontos sobre a paisagem. Para representar melhor o potencial de drenagem de qualquer ponto na paisagem, Rennó, et al. (2008) desenvolveram um algoritmo que calcula a distância vertical de qualquer ponto até a drenagem mais próxima.

O algoritmo utiliza o modelo digital de elevação SRTM (FARR et al., 2007) para gerar uma rede de drenagem hidrológicamente consistente com a topografia local. A distância vertical de um ponto à drenagem representa a proximidade que a zona saturada está da superfície. Valores próximos a zero indicam áreas cujo lençol freático está próximo à superfície (áreas saturadas) e valores maiores indicam que o lençol freático é profundo (áreas bem drenadas). Rennó et al. (2008) apresentam essa relação mas, ressaltam que a distância vertical não pode ser traduzida como a profundidade local do lençol freático, uma vez que a relação entre a topografia local e a profundidade do lençol freático pode ser bastante complexa (HAITJEMA; MITCHELL-BRUKER, 2005). A rede de drenagem foi gerada automaticamente, adotando-se um valor de limiar de área de contribuição igual a 50, o que indica que são necessárias pelo menos 50 pontos da grade para iniciar uma drenagem (RENNÓ et al., 2008).

Para estimar os valores da distância vertical à drenagem representativa de cada parcela, os azimutes foram anotados a cada dez metros ao longo do comprimento da parcela com o uso

de um clinômetro. Depois, os valores de azimute foram convertidos em coordenadas para gerar o desenho das parcelas de terra firme e ripárias da grade estudada. Essas coordenadas geográficas foram usadas como valor para o cálculo da distância vertical de drenagem. O valor da distância vertical à drenagem foi extraído para cada um desses pontos, calculando-se a média de valores dos pontos para cada parcela. Para Rennó et al. (2008), o algoritmo possibilita a identificação de ambientes hidrológicamente semelhantes pela da definição de classes de valores de distância vertical à drenagem. Os cálculos foram obtidos com utilização do programa implementado em IDL/ENVI (versão 4.7) disponível em http://www.dpi.inpe.br/~camilo/hand/hand_grid.sav (MOULATLET, 2012).

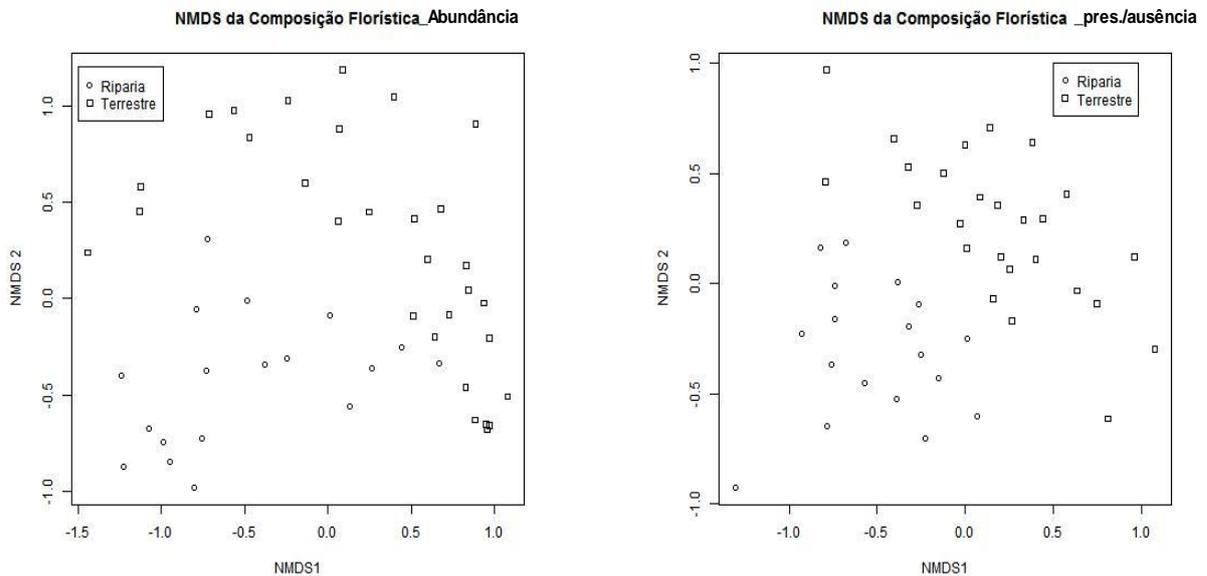
Para análise de dados, foi realizada a análise de ordenação simples direta usando o pacote Vegan do Programa R versão 3.2.5 de 2016. Depois, foi aplicado teste de correlação entre os dados ambientais e os *scores* da Análise de Escalonamento Multidimensional, usando dados qualitativos e quantitativos.

Para a distância do igarapé, foi usada a distância real entre a parcela e o corpo d'água mais próximo, como variável. Para as medidas de profundidade do lençol freático, foi usada a média da profundidade da água durante o período de monitoramento. Para verificar se existe diferença espacial e temporal significativa na composição de espécies nas parcelas estudadas, foi realizada uma Análise de Similaridade (ANOSIM), proposta por (CLARKE, 1993).

4.3 Resultados: condições hidrológicas

A composição de espécies foi reduzida a uma dimensão (que capturou 46% de variação nas distâncias originais entre as parcelas para dados quantitativos e 85% para dados qualitativos), mostrando que as espécies de palmeiras são fortemente relacionadas ao gradiente de condições hídricas locais (figura 23).

Figura 23 – Composição quantitativa e qualitativa de espécies.

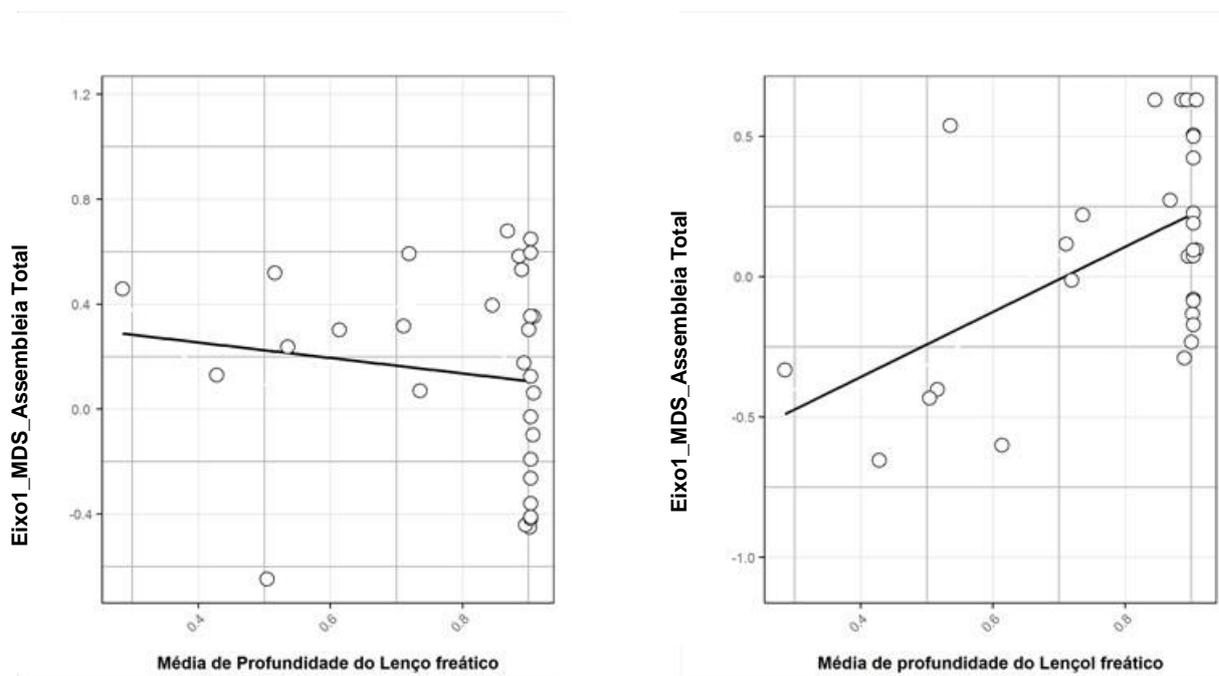


Ordenação das 48 parcelas quanto a composição quantitativa e qualitativa de espécies na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

O gradiente hidrológico ajudou a prever significativa proporção das diferenças no padrão de composição das espécies de palmeiras para os dois tipos de dados utilizados. A relação entre composição e condições hídricas não foi linear para dados quantitativos ou para dados qualitativos. A distribuição não linear dos pontos evidencia distinção da composição de parcelas suscetíveis a alagamentos (parcelas ripárias) e parcelas não-alagáveis (de terra firme).

A análise do gradiente de profundidade do lençol freático obtida a partir do monitoramento dos piezômetros mostra que as parcelas de terra-firme (30), quando analisadas separadamente, apresentam relação linear fraca ($R^2 = 0,022$) com as condições hídricas locais para dados quantitativos, e nenhuma relação significativa para dados qualitativos.

Figura 24 – Relação entre assembleia de palmeiras (Eixo 1MDS) com profundidade do lençol freático.

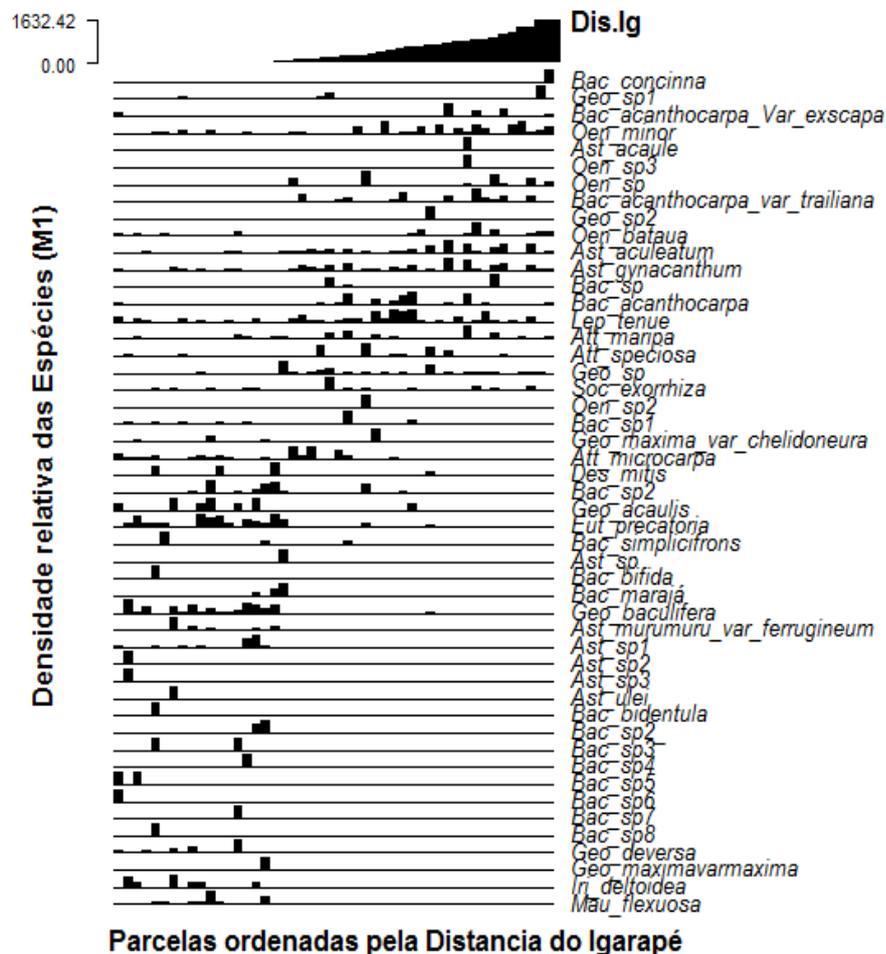


Relações entre os eixos de ordenação de MDS em uma dimensão e o gradiente de condições hídricas locais de Média de profundidade do lençol freático (m), para dados quantitativos de abundância de espécies (23A) e qualitativos de presença/ausência (23B).

Os gráficos sugerem que não há diferenças de composição entre as parcelas de terra firme dos solos mais drenados e as de solo mais úmido que sofrem influência do alagamento dos igarapés locais durante os meses de maior precipitação, embora elas englobem uma grande faixa de variação da profundidade do lençol freático. A aparente ausência de diferenciação composicional é, entretanto, apenas consequência da extrema dominância de algumas espécies nas parcelas alagáveis como *Geonoma baculifera*. Essa característica biológica acentua as diferenças entre parcelas na matriz de dissimilaridades da ordenação por NMDS, ocultando diferenças mais sutis entre elas ao longo do gradiente hidrológico.

A diferença na composição e padrão estrutural da comunidade de palmeiras é melhor observada na ordenação direta (figura 25). É possível observar que o gradiente horizontal de distância da água é um preditor para a permanência das espécies. Na parte do gradiente mais úmida (próximo dos igarapés) concentram-se espécies dos gêneros *Geonoma* e *Bactris*, assim como espécies preferenciais de áreas inundáveis como *Mauritia flexuosa* L.f., *Iriartea deltoidea* Ruiz e Pav. e *Euterpe precatoria* Mart.

Figura 25 – Parcelas ordenadas pela distância do igarapé.



Ordenação simples direta obtida a partir da densidade relativa de espécies de palmeiras ordenadas pelo gradiente de distância do igarapé (m) em 48 parcelas na ESEC Cuniã, interflúvio Purus-Madeira, Rondônia, Brasil.

A ordenação simples direta (figura 25) reforça os resultados obtidos a partir da MDS. Para a assembleia de palmeiras do Cuniã, a distância do igarapé e o regime de inundação superficial são mais importantes que a profundidade do lençol freático.

Também foi verificada a relação entre a altitude das parcelas e a média de profundidade do lençol freático.

Figura 26 – Correlações do lençol freático.

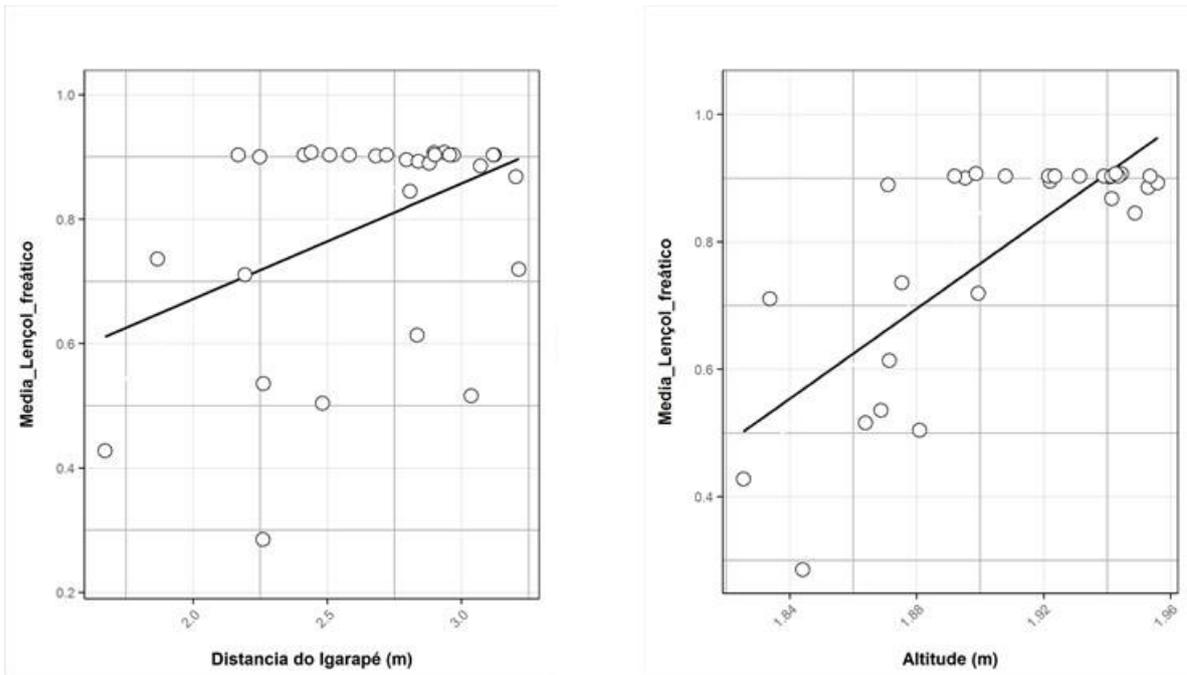
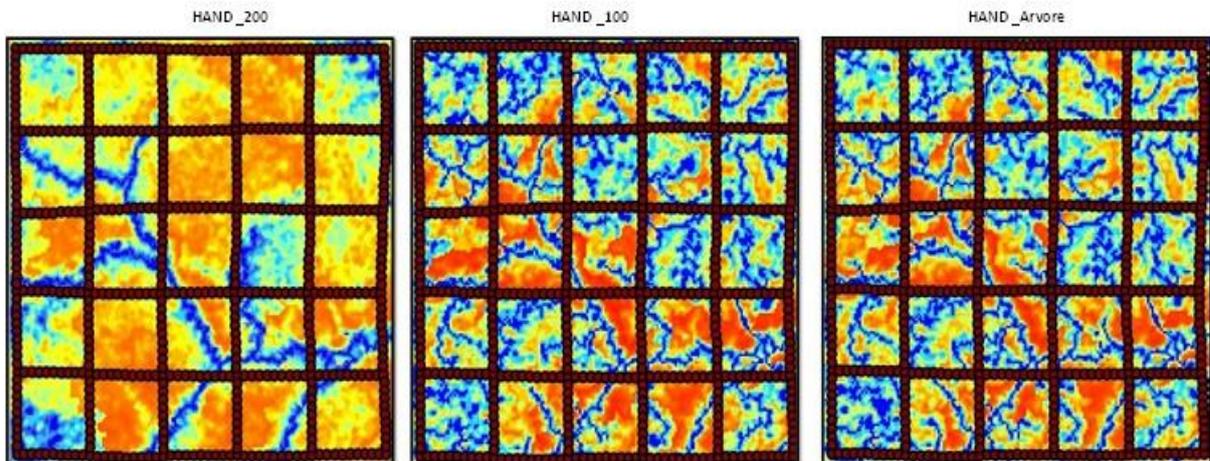


Gráfico de regressão para correlação entre a média de profundidade do lençol freático (m) e os gradientes de distância do igarapé (m) e altitude do terreno (m).

Figura 27 – Valores de HAND.

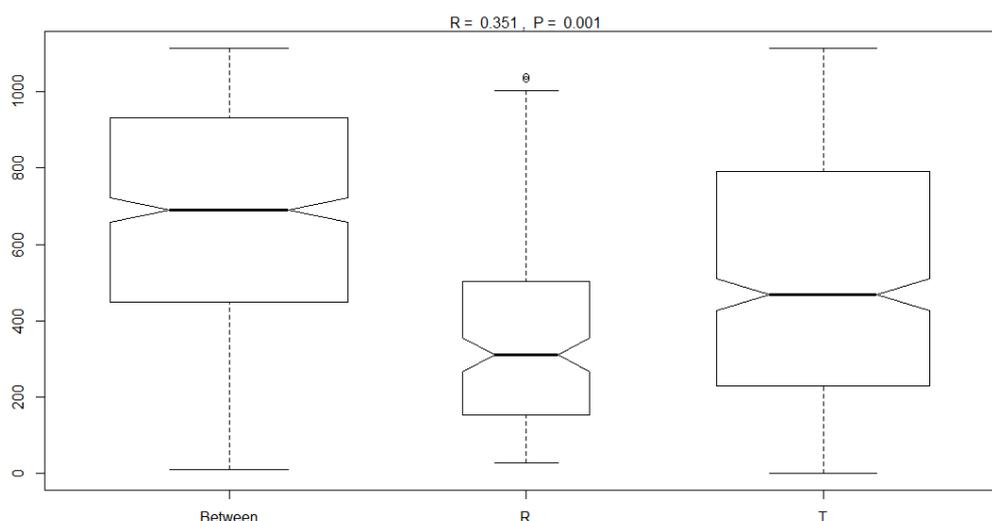


Valores de HAND para base de indicador da distância vertical do terreno ao nível do lençol freático. As figuras mostram o mapeamento de ambientes hidrológico, útil para modelagem ecológica em grandes áreas de extensão. Os valores acima (na parte superior de cada figura de HAND) foram definidas durante a aplicação do método de HAND e indicam a densidade da rede de drenagem com base no número de pixels que contribuem para o início do canal de drenagem (quanto maior for o limite, mais baixa é a densidade de drenagem).

A aplicação do método de HAND para verificar a rede de drenagem dentro da grade de amostragem onde as 48 parcelas estão instaladas foi usada para verificar se os resultados encontrados nas medições dos piezômetros estão de acordo com o modelo. Os mapas elaborados

(figura 27) ajudaram a explicar a ocorrência de registro de água em piezômetros distantes dos igarapés, que indicam que mesmo em parcelas distantes dos igarapés a profundidade do lençol freático é superficial, apresentando presença de água durante os meses com maior precipitação. Os resultados obtidos com as análises de ordenação e correlação estão de acordo com as redes de drenagem local, confirmando a influência das condições hídricas locais sobre a composição de palmeiras na ESEC Cuniã. O teste de Anosin $R^2 = 0,351$ e $p = 0,001$, reforça a hipótese de que a hidrologia é forte preditor para a estrutura e composição de palmeiras. Na figura 28 os *boxplot* mostram a diferença entre parcelas ripárias e terrestres com bases nas condições hidrológicas locais.

Figura 28 – Teste de Anosin mostrando a variação na composição espacial de palmeiras entre parcelas ripárias (R) e de terra firme (T).



4.4 Discussão: condições hidrológicas

O gradiente de condições hídricas do solo, representado pela distância dos igarapés e profundidade do lençol freático foi capaz de prever parte da variação na composição de espécies palmeiras para o conjunto de dados quantitativos e qualitativos. A relação positiva entre gradientes hidrológicos e composição de espécies foi registrada para grupos de ervas (COSTA, MAGNUSSON e LUIZAO, 2005; DRUCKER, COSTA e MAGNUSSON, 2008b; TUOMISTO e RUOKOLAINEN, 1994), apesar de, em escala local, a condição hídrica geralmente ser identificada como condicionante indireta, a partir da relação com a topografia. O estudo

realizado por Moulatlet et al., (2014) também mostrou que as condições hidrológicas são limitantes da composição de ervas em áreas com variação moderada nos valores de fertilidade do solo.

Em relação às palmeiras, estudos têm relatado que as condições hídricas são forte preditor para a dinâmica deste grupo em florestas tropicais (DE ASSIS e WITTMANN, 2011; EISERHARDT et al., 2011a; KAHN e DE CASTRO, 1985; SALM et al., 2007; WITTMANN et al., 2006), o grau de influência varia de acordo com a escala, no entanto, todos os estudos mostram que a água é fator importante a ser investigado.

A relação entre as assembleias de palmeiras e as condições hídricas locais não foi linear. O comportamento das espécies possui curvatura no ponto que separa as parcelas ripárias das de terra firme. O regime periódico de inundação que ocorre nos meses com maior volume de chuva foi melhor correlacionado às espécies que a elevação do lençol freático. A distância da água é preditor para a composição das espécies de palmeiras, principalmente para os gêneros *Geonoma* e *Bactris*, que registram as maiores frequências e abundâncias em parcelas úmidas como solo hidromórficos.

Padrão similar de comportamento para palmeiras foi encontrado por Sousa (2013) na Floresta da Reserva Ducke, em Manaus, e por Castilho, no Parque Nacional do Viruá em Roraima (dados ainda não publicados). Tais resultados mostram que a relação das assembleias de plantas na região do interflúvio Purus-Madeira e na Amazônia, não é fruto de condições específicas de cada localidade.

A água é reconhecidamente um dos fatores que afetam a distribuição das espécies vegetais. Muitas formações vegetais são determinadas pela proximidade de corpos d'água e, por isso, entender como esse fator afeta as espécies é de extrema importância para a compreensão da dinâmica de florestas tropicais. Para a comunidade de palmeiras da ESEC Cuniã, a distância do corpo d'água mais próximo é dos fatores com maior influência na distribuição das espécies. Conforme mostra a figura 25, existe divisão nítida das espécies em função da distância do igarapé mais próximo.

As relações entre hidrologia e vegetação estão relacionadas a fatores climáticos globais como eventos de *El Niño* e *La Niña* que afetam os padrões de precipitação. Conseqüentemente, essas variações afetam a disponibilidade de água no solo e a profundidade dos corpos d'água que, por sua vez, vão afetar diretamente o crescimento e distribuição das espécies vegetais.

A MDS mostrou significativa ordenação das parcelas de acordo com o gradiente de proximidade do corpo d'água mais próximos. Fica evidente, com o resultado mostrado na figura 23, que o tipo de parcela também afeta a composição da comunidade, mostrando que muitas espécies têm preferência por locais úmidos próximos aos igarapés, por exemplo, *Mauritia flexuosa* Mart., *Euterpe precatoria* Mart., *Geonoma baculifera* Mart., enquanto outras têm preferência por locais mais secos.

Tais resultados indicam que a composição florística, estrutura e funcionamento da vegetação estão relacionados a variações climáticas mediadas pela hidrologia do solo. Tal observação também fica evidente nos resultados apresentados pela ordenação simples direta que mostra forte estruturação para a ordenação em função da distância do igarapé. Existe, portanto um gradiente de disponibilidade de água no solo que afeta mudanças na composição das espécies de acordo com a distância do corpo d'água mais próximo.

Segundo Ferreira, (2007) parâmetros físicos e químicos do solo, importantes para o crescimento de plantas, são controlados primariamente pela textura, que determina a superfície específica das partículas. A forte relação entre a condição hidrológica local e a distribuição de palmeiras na Amazônia tem sido evidenciada em diversos estudos (KAHN e DE CASTRO, 1985; KAHN e DE GRANVILLE, 1992; KAHN, MEJIA e MEJÍA, 1987).

Svenning (2001) examinou a distribuição de espécies de palmeiras com a drenagem do solo, encontrando resultados positivos, isso indica que algumas espécies de palmeiras têm preferência por solos bem drenados enquanto outras ocorrem em solos menos drenados. Além desses, outros trabalhos também mostram a relação entre a distribuição de espécies de palmeiras com a drenagem do solo (HENDERSON, 1995; KAHN, MEJIA e MEJÍA, 1987; MONTUFAR e PINTAUD, 2006).

As condições hidrológicas locais, assim como o regime sazonal de inundações, além de afetar diretamente espécies já estabelecidas, têm influência direta nas condições de dispersão, germinação de sementes e sobrevivências de plântulas (PACHECO, 2001). Espécies com pouca resistência a períodos de inundação tendem a não ocorrer em locais mais úmidos, o que torna a condição de umidade do solo um gradiente para a colonização das espécies de palmeiras.

Além de afetar as espécies individualmente, a condição hidrológica local (regime de inundação, distância do corpo d'água, drenagem do terreno) também afeta a composição da comunidade de palmeiras. Devido à influência individual nas espécies, tais condições afetam

os padrões de distribuição das assembleias de palmeiras em escala local. O efeito das condições hídricas como a drenagem do solo tem sido bem documentado na literatura (BALSLEV J. e LUTEYN, B., 1987; KAHN, MEJIA e MEJÍA, 1987; NORMAND et al., 2006), os estudos mostram que a distribuição das comunidades está relacionada a terrenos bem drenados e terrenos mal drenados

Para a comunidade de palmeiras da ESEC Cuniã, 28% das espécies ocorrem exclusivamente em parcelas ripárias, evidenciando a preferência delas por locais mais úmidos e drenados, no entanto, há 23% do total de espécies que ocorre exclusivamente em parcelas drenadas ou parcialmente drenadas. Tal distribuição mostra adaptação à variedade de condições locais pelas espécies.

Os resultados encontrados na ESEC Cuniã corroboram com os encontrados por Normand et al., (2006), Balslev et al., (2010) e Costa et al., (2009), esses estudos mostraram que a composição da comunidade de palmeiras em um local na Amazônia brasileira depende fortemente o teor de argila do solo, segundo os mesmos estudos, a distância dos cursos d'água explica 43% da variação da composição das comunidades de palmeiras de sub-bosque. Portanto, apesar da forte influência da condição hidrológica, ela não é a única responsável pelo padrão estrutural em comunidades de palmeiras em florestas tropicais.

Tais resultados trazem nova discussão sobre a distribuição das espécies de palmeiras na Amazônia, uma vez que a resposta das espécies pode variar de acordo com o porte. Em escalas regionais, as diferenças de textura do solo (argila percentual, silte e areia) estão fortemente associados à composição de palmeiras em áreas de terra firme na Amazônia Ocidental, como mostrado por Vormisto et al. (2004). Da mesma forma, a textura do solo explica significativamente a composição de palmeiras de dossel em um estudo de escala de paisagem na Costa Rica (SESNIE et al., 2009). As características locais também atuam diretamente sobre o desenvolvimento das espécies. Áreas com topografia plana, baixa altitude, nível de lençol freático superficial elevado, com impedimento de drenagem e periodicidade de inundação, atuam como elemento fundamental no processo seletivo e na fixação dos grupos de plantas nas florestas tropicais. Para grande número de plantas, quanto maior for o encharcamento do solo, mais impróprio torna-se o ambiente, ocorrendo, dessa forma, substituição de indivíduos das áreas mais drenadas para áreas mais baixas e inundáveis.

Estudos realizados em diferentes regiões do globo evidenciam a importância do fator água no comportamento das espécies de palmeiras. O estudo realizado por Blach-Overgaard et al., (2010) mostra que o clima chega a ser mais importante que o habitat ou a interferência humana para a determinação das distribuições de todo o continente africano em de 29 espécies de palmeiras. Variáveis relacionadas à água são as condições climáticas mais influentes para 25 das espécies, enquanto as distribuições das quatro espécies restantes foram mais fortemente determinadas pela temperatura. A maioria das espécies de palmeiras mostra preferência geral para climas úmidos, mas alguns estão associados à baixa de precipitação (BLACH-OVERGAARD et al., 2010). O estudo conduzido por Condit et al., (1996) também mostra resultados similares na América do Central, apontando declínio de muitas espécies de palmeiras na Ilha do Barro Colorado, no Panamá, em resposta ao aumento da seca no final do século XX. Os resultados de todas as análises apresentadas mostram que o padrão estrutural da comunidade de palmeiras na ESEC Cuniã é determinado, em parte, pelos gradientes de porcentagem de silte e distância do igarapé. Os resultados podem servir de base para estudos de domesticação e utilização dos recursos das espécies de palmeiras na região, contribuindo para o uso sustentável dos recursos florestais.

4.5 Conclusão: condições hidrológicas

As palmeiras são diretamente afetadas pelas condições hídricas locais. No entanto, o gradiente de distância do igarapé é mais importante que a profundidade do lençol freático.

A distribuição da rede de drenagem local tem relação com a altitude do terreno. Os solos mais hidromórficos, em locais mais baixos e próximos ao corpo d'água, são onde se concentram as maiores riquezas para as palmeiras.

5 Relação entre fatores ambientais e as taxas de mortalidade de palmeiras na ESEC Cuniã – interflúvio Purus-Madeira

5.1 Introdução: Taxas de mortalidade e recrutamento

Os efeitos de variações nas condições topográficas, edáficas e hidrológicas sobre espécies de plantas têm sido amplamente relatados na literatura (MARENGO et al., 2008; MOULATLET et al., 2014b; NORMAND et al., 2006; SVENNING et al., 2009; VORMISTO, TUOMISTO e OKSANEN, 2004b). Aliados a essas condições a ocorrências de eventos climáticos como secas e enchentes também estão sendo estudados, uma vez que podem afetar processos fisiológicos essenciais como períodos de floração e frutificação, bem como as taxas de recrutamento e mortalidade das espécies.

As palmeiras respondem de forma rápida e direta após alterações ambientais locais. Devido a sua dinâmica de desenvolvimento, podem ser usadas como indicadores da intensidade de distúrbios locais e regionais sobre o ecossistema. Porém, poucos estudos têm investigado como este grupo de plantas se comporta frente as variações ambientais. Alguns trabalhos têm tentado descrever como as espécies ou como a comunidade responde a perturbações (GRIF-FITH et al. 2008; JONES, 2006), resposta ao fogo (ATHAYDES, 2014), na disponibilidade de água e mudanças de temperatura (SOUSA e JARDIM, 2007), no entanto, as informações ainda são insuficientes para a compreensão da dinâmica das comunidades de plantas em áreas tropicais.

Os estudos das taxas de mortalidade são geralmente centrados em dados arbóreos e com critérios de inclusão que, frequentemente, excluem espécies de pequeno porte e palmeiras. Coomes et al. (2003) por exemplo, usou dados de mortalidade para dividir arbitrariamente as árvores em $DAP < 18$ e $DAP \geq 18$ cm, argumentando que a competição determina a mortalidade das árvores menores enquanto distúrbios externos são responsáveis pela mortalidade das árvores maiores (TOLEDO, 2009). No entanto, essa divisão provavelmente não se aplica a todas as florestas tropicais, pois a mortalidade ao longo das classes de diâmetro é alterada dependendo do estágio de regeneração da floresta e de características climáticas (MULLER-LANDAU et al., 2006).

Para grupos com ampla variação no porte das espécies, como ocorre com as palmeiras, eventos climáticos como secas e períodos de alta precipitação seguidos de grandes enchentes e transbordamentos de rios e igarapés, os efeitos podem ser mais severos. Dados mostrados por CHRISTENSEN et al., (2007); COX et al., (2008); MARENGO et al., (2008 e 2009) apresentam vários modelos de mudanças climáticas que preveem aumento da frequência e intensidade de secas e precipitações extremas na Amazônia e podem acarretar em alterações na dinâmica desses grupos.

De acordo com TOLEDO (2009) a seca ocorrida em 2005, por exemplo, pode ser considerada como evento frequente de cenários futuros. O que pode ser explicado com a diminuição de intervalos entre fenômenos como *El Niño* e *La Niña*, que afetam diretamente as taxas médias de temperaturas. O estudo conduzido por Phillips et al., (2009), evidenciou que a seca ocorrida em 2005 causou aumento na mortalidade de árvores, provocando a liberação de grande quantidade de carbono para a atmosfera.

Nas últimas décadas, a Amazônia tem passado por aumento na variabilidade interanual, principalmente no que se refere no início e ao fim do período de chuvas. De 1990 a 2016 houve três períodos de seca extrema, em 1997, 2005 e 2010, e vários eventos de enchentes severas em 2006, 2009 e 2015 sendo esse último com as maiores taxas de precipitação dos últimos cinquenta anos na região. Estes eventos estão relacionados aos fenômenos de *El Niño* e *La Niña* que se caracterizam pelo aquecimento e resfriamento das águas do Pacífico, alterando a temperatura das águas e afetando a precipitação.

Embora estudos tenham sido realizados para determinar o efeito de secas extremas sobre a mortalidade de árvores na Amazônia (WILLIAMSON et al., 2000; LAURANCE et al., 2001), pouco se conhece sobre as mudanças nos padrões espaciais de mortalidade decorrentes de secas e tempestades (TOLEDO, 2009). Para o grupo das palmeiras, trabalhos realizados em áreas de savanas têm relatado com maior frequência a resposta das espécies às variações climáticas locais e regionais (BALSLEV, 2011; EISERHARDT et al., 2011b). Informações sobre mortalidade decorrentes de grandes inundações são escassas.

A dinâmica das espécies em função de alterações nas taxas de temperatura e precipitação são variáveis entre diferentes tipos de florestas tropicais (CONDIT, HUBBELL e FOSTER, 1995; GARRIDO-PÉREZ et al., 2008; SHIN-ICHIRO e KITAYAMA, 2002; URIARTE et al.,

2004), investigações mostram que há evidências de que secas e furacões afetam os padrões espaciais de mortalidade e distribuição de espécies de árvores em pequena e média escala.

Por outro lado, a ocorrência de distúrbios climáticos como os *blowdowns* (NELSON et al., 1994; GUIMARÃES, 2007), podem alterar esse padrão, aumentando o número de árvores mortas quebradas e desenraizadas. Tais estudos, no entanto, não discutem o efeito desses distúrbios sobre espécies do subdossel da floresta, como é o caso das espécies acaules e de pequeno a médio porte em palmeiras. Isso se, deve em parte, a que muitos estudos excluem essas espécies de seus levantamentos. No entanto, como organismos adaptados a condições de temperatura e luminosidade específicas, as espécies do extrato inferior das florestas tendem a responder mais rapidamente a qualquer alteração do ecossistema. A maior parte dos estudos realizados até o momento centra a discussão de eventos de seca sobre as taxas de mortalidade e recrutamento de espécies arbóreas em áreas tropicais. Existe, portanto, a necessidade de investigar como estes grupos respondem às mudanças em escalas locais e regionais de forma e servirem de indicadores para futuras mudanças na estrutura, composição e dinâmica de espécies vegetais em florestas tropicais.

5.2 Material e métodos

5.2.1 Taxas de mortalidade

As taxas de mortalidade das espécies foram calculadas com base no modelo proposto por Sheil e May (1992). Os cálculos foram realizados para o intervalo de tempo entre 2010 (primeiro levantamento) e 2014 (segundo levantamento). Os cálculos aplicados foram: taxa de mortalidade anual relativa, em porcentagem ($T_M = \{1 - [(n_0 - n_m) / n_0]^{1/\Delta t}\} \times 100$, onde T_M é a taxa média anual de mortalidade, n_0 é o número de indivíduos no primeiro levantamento, n_m é o número de morto da população inicial, após o período entre levantamentos e Δt é a média dos intervalos de tempo, em anos, entre os dois levantamentos.

Para realizar o cálculo da taxa de recrutamento anual relativa foi aplicada a seguinte fórmula: $T_R = \{[(n_0 + n_r) / n_0]^{1/\Delta t} - 1\} \times 100$ onde T_R é a taxa média anual de recrutamento, n_r é o número de indivíduos recrutados, n_0 é o número de indivíduos no primeiro levantamento e Δt é a média dos intervalos de tempo, em anos, entre os dois levantamentos.

Para a taxa finita de crescimento que é uma medida diretamente relacionada à taxa intrínseca de crescimento natural das espécies foram usados os valores de λ (<1 , $=1$ e >1); podem expressar a estabilidade numérica da população, para este cálculo usou-se a fórmula $\lambda = (n_t / n_0)^{1/\Delta t}$ onde λ é a taxa finita de crescimento natural (lambda), n_0 é o número de indivíduos do primeiro levantamento, n_t é o número de indivíduos no segundo levantamento, Δt é a média dos intervalos de tempo, em anos, entre os dois levantamentos, para todos os indivíduos presentes no primeiro levantamento.

Os resultados obtidos foram usados para análises de regressão usando modelo linear de forma a verificar as correlações entre as taxas de mortalidade e recrutamento de indivíduos nas populações de palmeiras e as variáveis de solo e hidrologia. De forma a evitar a colinearidade entre as variáveis, foi aplicado um teste de regressão e correlação para reduzir a colinearidade entre as variáveis preditoras. A verificação da colinearidade foi feita a partir dos métodos de gradativos (*Stepwise methods*) e critério de informação de Akaike ou AIC, que mostram qual conjunto de variáveis explica melhor os dados. Foi usado com critério de mudança do modelo ajustado o valor de R^2 , para seleção das variáveis preditoras. As regressões foram feitas com todas as variáveis e combinações até chegar a um conjunto de variáveis com maior contribuição para a explicação dos dados. As variáveis com maiores contribuições e correlações foram granulometria (silte, areia e argila), CTC, distância do igarapé (DRD) e altitude. Elas foram usadas como variáveis preditoras para as análises discriminantes, construção das árvores de regressão (AR) e partição hierárquica (AHP) e para a análise de caminhos- *Path analysis* (AC).

Para verificar a relação entre as taxas de mortalidade e recrutamento e as variáveis ambientais estudadas, foi empregada a análise discriminante que é uma técnica multivariada utilizada quando a variável dependente é categórica, ou seja, qualitativa (não métrica) e as variáveis independentes são quantitativas (métricas). A análise foi usada para obter a discriminação de multigrupos obtidos pelas condições de tipo de solo e drenagem, combinando procedimentos de análise de variância e análise fatorial (LANDIM, 2011; VALENTIN, 2012). O resultado é mostrado a partir da formação dos grupos que melhor discriminam os dados, o que é dado pela variância e covariância subdivididas entre as categorias dos grupos e verificada pela soma total dos quadrados, a soma de quadrados entre grupos e a soma de quadrados dentro dos grupos. Para os dados das parcelas, como variável qualitativa foram usadas as condições drenagem do solo, classificadas em: solos drenados (D), parcialmente drenados (P_D) e solos hidromórficos (H). A classificação da rede de drenagem foi realizada com base nos grupos formados pelas

análises de ordenação e classificação e em observações das características em campo, também foi usada a rede de drenagem feita a partir do Hand local que indica a distribuição da hidrologia local. Para variável quantitativa foram usadas as taxas calculadas de mortalidade, recrutamento e λ , porcentagens granulométricas de silte, areia e argila no solo, e valores de altitude por parcela. O objetivo foi identificar as variáveis que discriminam os grupos e, assim, elaborar previsões a respeito de uma nova observação, identificando o grupo mais adequado a que ela deverá pertencer, em função de suas características, possibilitando verificar em quais áreas as taxas de mortalidade e recrutamento afetaram de forma mais significativa a estabilidade da assembleia de palmeiras. Essa mesma análise foi empregada usando a taxa de mortalidade e recrutamento por espécie, para verificar quais populações se mantiveram mais estáveis e quais os fatores foram determinantes para as maiores variações nos padrões estruturais identificadas no estudo. A análise discriminante foi realizada usando o software XLSTAT Versão 2016.03.30706.

Usando os pacotes *rpart* e *hier.part* do programa R version 3.0.2, foram elaboradas árvores de regressão (AR) e os modelos de partição hierárquica (AHP) para dados de mortalidade e recrutamento da assembleia total (TM_Total e TR_Total), para dossel (TM_Dossel e TR_Dossel) e subdossel (TM_Subdossel e TR_Subdossel) usando como variáveis ambientais silte, areia, argila, DRD e altitude. A construção de modelos de classificação e regressão por árvores possibilita a explicação de uma resposta numérica variável (regressão) ou categorizada (classificação) por meio de um conjunto de covariáveis e de suas eventuais interações (TACONELI, 2008; GOTELLI E ELLISON, 2011). Foram construídas árvores de regressão multivariadas entre as variáveis principais (taxas de mortalidade e recrutamento) e as variáveis preditoras com o objetivo de avaliar quais fatores ambientais melhor explicam as variações desses conjuntos de dados na área sob estudo, bem como correlacionar as ocorrências das diferentes taxas. A partição hierárquica foi aplicada para mostrar a contribuição individual de cada variável pela da porcentagem de variância explicada de cada uma, os gráficos mostram se a contribuição de cada variável é positiva ou negativa sobre a variável principal.

5.3 Resultados: Taxas de mortalidade e recrutamento

Durante o levantamento florístico realizado em 2010, foram amostrados 9.229 indivíduos distribuídos em 49 espécies e 11 gêneros. Desse total, 3.073 morreram até 2014 quando foi realizado o segundo levantamento de palmeiras na área. As espécies com os maiores números de mortos foram *Lepidocaryum tenue* Mart, *Geonoma baculifera* (Poit.) Kunth e *Astrocaryum gynacanthum* Mart. Em 2014 também foram registrados 555 recrutamentos de indivíduos. A figura 29 mostra a variação nas taxas de mortalidade e recrutamento por parcela, na Tabela 4.

Figura 29- Taxas de mortalidade e recrutamento em 48 parcelas na ESEC Cuniã. TM= taxa de mortalidade e TR= a taxa de recrutamento.

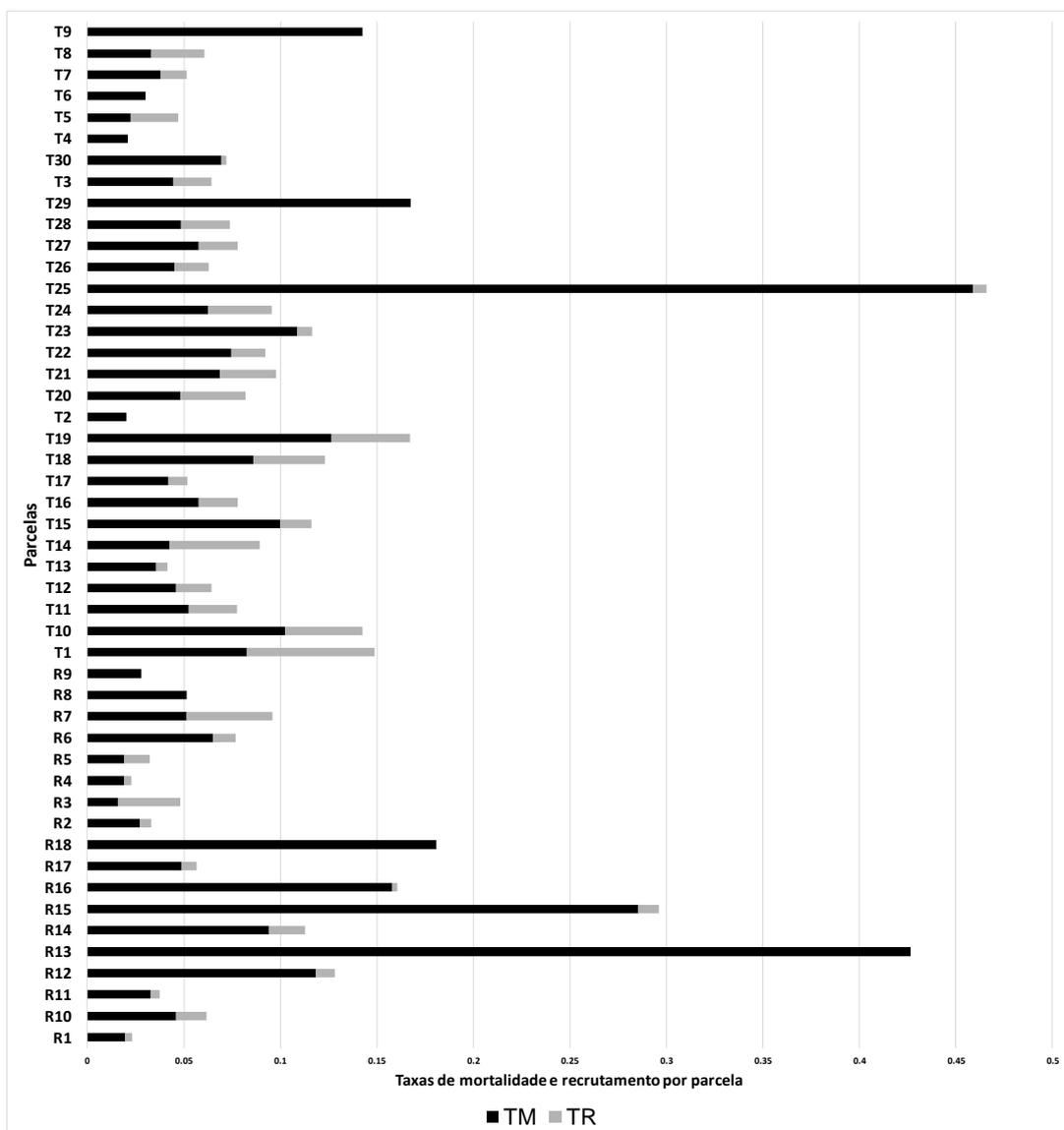


Tabela 4 – Taxas de Mortalidade e Recrutamento calculadas por parcela.

P	2010	M	SB	REC	2014	TM	TR	Λ
T2	124	18	106	2	108	0.03845	0.00401	0.96605
R2	272	52	220	10	230	0.05166	0.00907	0.95894
T3	546	156	390	38	428	0.08068	0.01696	0.94094
T4	39	8	31	14	45	0.05578	0.07970	1.03642
T5	126	20	106	12	118	0.04229	0.02300	0.98373
R1	147	22	125	10	135	0.03972	0.01659	0.97894
T1	38	14	24	0	24	0.10853	0.00000	0.89147
T7	144	36	108	7	115	0.06940	0.01194	0.94533
T8	89	20	69	9	78	0.06165	0.02438	0.96756
T9	54	32	22	0	22	0.20107	0.00000	0.79893
T10	179	91	88	23	111	0.16265	0.03068	0.88740
T6	155	32	123	0	123	0.05617	0.00000	0.94383
T12	368	108	260	25	285	0.08319	0.01657	0.93810
R6	181	68	113	11	124	0.11111	0.01486	0.90978
T13	236	56	180	5	185	0.06548	0.00526	0.94095
T14	58	16	42	10	52	0.07752	0.04057	0.97307
T15	82	42	40	4	44	0.16428	0.01198	0.85587
T11	597	194	403	52	455	0.09357	0.02110	0.93435
T17	681	184	497	23	520	0.07572	0.00834	0.93479
R11	114	26	88	5	93	0.06267	0.01079	0.95037
T18	124	57	67	15	82	0.14264	0.02896	0.90177
T19	163	96	67	20	87	0.19930	0.02936	0.85474
T20	132	40	92	15	107	0.08630	0.02727	0.94886
T16	85	30	55	6	61	0.10312	0.01720	0.92040
T22	155	65	90	9	99	0.12707	0.01421	0.89398
T23	178	96	82	4	86	0.17615	0.00557	0.83372
R14	69	34	35	5	40	0.15607	0.01764	0.87257
T24	96	34	62	11	73	0.10354	0.02749	0.93382
R15	110	88	22	10	32	0.33126	0.02199	0.73441
T25	134	128	6	2	8	0.54000	0.00371	0.49431
T21	342	136	206	33	239	0.11903	0.02330	0.91431
T27	246	86	160	17	177	0.10196	0.01685	0.92100
R17	36	12	24	5	29	0.09640	0.03305	0.94738
T28	537	164	373	48	421	0.08708	0.02163	0.94097
T29	117	80	37	2	39	0.25010	0.00425	0.75984
R18	110	78	32	0	32	0.26559	0.00000	0.73441
T30	115	46	69	1	70	0.11989	0.00217	0.88328
T26	489	140	349	30	379	0.08087	0.01500	0.93828
R4	203	30	173	17	190	0.03919	0.02031	0.98359
R9	113	22	91	0	91	0.05269	0.00000	0.94731
R5	99	14	85	7	92	0.03740	0.01723	0.98183
R10	111	32	79	4	83	0.08151	0.00889	0.92991
R7	50	16	34	8	42	0.09191	0.03780	0.95735
R8	74	24	50	1	51	0.09336	0.00336	0.91114
R3	83	10	73	16	89	0.03159	0.04506	1.01760
R12	140	80	60	5	65	0.19089	0.00881	0.82546
R16	263	174	89	4	93	0.23729	0.00378	0.77114
R13	70	66	4	0	4	0.51108	0.00000	0.48892

P= parcela; 2010 = ano do 1º senso; M=Mortos; SB= sobreviventes; REC= plantas recrutadas; 2014= ano do 2º senso; TM= taxa de mortalidade por parcela; TR= taxa de recrutamento por parcela; Λ = valor de lambda.

Em relação à taxa de mortalidade e recrutamento por espécie, a tabela 5 mostra as espécies com valor de lambda maior que 0. As espécies com maior número de mortos foram *Euterpe precatória*, *Oenocarpus bataua*, *Astrocaryum gynacanthum*, *Geonoma baculífera* e *Lepidocaryum tenue*.

Tabela 5 – Taxas de mortalidade e recrutamento calculadas por espécie.

ESPÉCIE	2010	M	SB	REC	2014	TM	TR	Λ
<i>Astrocaryum acaule</i> Mart.	2	0	2	0	2	0.00000	0.00000	1.00000
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G. Mey.	8	3	5	0	5	0.11086	0.00000	0.88914
<i>Astrocaryum gynacanthum</i> Mart.	352	80	272	28	300	0.06242	0.01932	0.96083
<i>Astrocaryum murumuru</i> var. <i>ferrugineum</i> (F. Kahn e B. Millán) A.J. Hend.	8	3	5	1	6	0.11086	0.02988	0.93060
<i>Astrocaryum</i> sp1	23	11	12	0	12	0.15011	0.00000	0.84989
<i>Astrocaryum</i> sp2	1	0	1	0	1	0.00000	0.00000	1.00000
<i>Astrocaryum ulei</i> Burret	5	4	1	0	1	0.33126	0.00000	0.66874
<i>Atallea speciosa</i> Mart. ex Spreng.	32	4	28	0	28	0.03283	0.00000	0.96717
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	48	3	45	6	51	0.01601	0.02988	1.01527
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	194	29	165	11	176	0.03967	0.01388	0.97595
<i>Attalea speciosa</i> Mart. Ex Spreng.	95	23	72	6	78	0.06696	0.01543	0.95190
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart.	37	7	30	5	35	0.05108	0.03220	0.98620
<i>Bactris acanthocarpa</i> Mart. Var. <i>exscapa</i> Barb. Rodr.	10	0	10	2	12	0.00000	0.04664	1.04664
<i>Bactris acanthocarpa</i> var. <i>trailiana</i> (Barb. Rodr.) A.J. Hend.	15	4	11	6	17	0.07461	0.08776	1.03179
<i>Bactris bifida</i> Mart.	7	5	2	0	2	0.26889	0.00000	0.73111
<i>Bactris marajá</i> Mart.	4	1	3	2	5	0.06940	0.10668	1.05737
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	5	2	3	3	6	0.11989	0.12468	1.04664
<i>Bactris</i> sp.	34	13	21	8	29	0.11349	0.05425	0.96101
<i>Bactris</i> sp1	22	7	15	1	16	0.09131	0.01117	0.92347
<i>Bactris</i> sp2	24	9	15	0	15	0.11086	0.00000	0.88914
<i>Bactris</i> sp3	1	1	0	0	0	1.00000	0.00000	0.00000
<i>Bactris</i> sp4	8	3	5	0	5	0.11086	0.00000	0.88914
<i>Bactris</i> sp5	1	0	1	0	1	0.00000	0.00000	1.00000
<i>Desmoncus mitis</i> Mart.	4	2	2	7	9	0.15910	0.28775	1.22474
<i>Euterpe precatória</i> Mart.	230	63	167	29	196	0.07690	0.03013	0.96080
<i>Geonoma acaulis</i> Mart.	4	3	1	3	4	0.29289	0.15016	1.00000
<i>Geonoma baculífera</i> (Poit.) Kunth	481	132	349	0	349	0.07707	0.00000	0.92293
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	59	12	47	8	55	0.05526	0.03230	0.98260
<i>Geonoma maxima</i> var. <i>chelidonura</i> (Spruce) A.J. Hend.	5	3	2	0	2	0.20473	0.00000	0.79527
<i>Geonoma</i> sp	96	75	21	8	29	0.31611	0.02021	0.74136
<i>Geonoma</i> sp1	8	4	4	0	4	0.15910	0.00000	0.84090
<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz e Pav.	24	16	8	0	8	0.24016	0.00000	0.75984
<i>Lepidocaryum tenue</i> Mart.	5315	921	4394	312	4706	0.04646	0.01436	0.97003
<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	22	4	18	0	18	0.04893	0.00000	0.95107
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	215	65	150	23	173	0.08607	0.02573	0.94711
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	56	12	44	10	54	0.05851	0.04193	0.99095
<i>Oenocarpus</i> sp.	8	6	2	0	2	0.29289	0.00000	0.70711
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	38	16	22	7	29	0.12771	0.04318	0.93466

2010 = ano do 1º senso; M=Mortos; SB= sobreviventes; REC= plantas recrutadas; 2014= ano do 2º senso; TM= taxa de mortalidade por parcela; TR= Taxa de recrutamento por parcela; Λ = valor de lambda.

Os resultados das regressões apontam que a composição da comunidade foi significativamente associada apenas ao gradiente de silte ($b = 1,14$; $p = 0,02$). A composição do dossel foi associada ao gradiente de silte ($b = 1,86$; $p = 0,005$) e DRD ($b = -0,98$, $p = 0,05$). A composição do subdossel não foi positivamente associada aos gradientes estudados.

A regressão múltipla das taxas de recrutamento com as variáveis mostrou que a para toda a assembleia de palmeiras não foi significativamente associada a nenhuma das variáveis estudadas. As palmeiras do dossel também não mostraram associação com nenhum preditor. A composição do subdossel foi mais associada ao gradiente de distância da drenagem ($b = 0,39$; $p = 0,01$). Os resultados dos níveis de significância e valor de p das variáveis estão mostrados na tabela 6. O modelo é útil para prever o comportamento das espécies em função dos gradientes analisados que mostra a contribuição destes para a dinâmica das espécies na área.

Tabela 6 – Modelos de regressão múltipla testados.

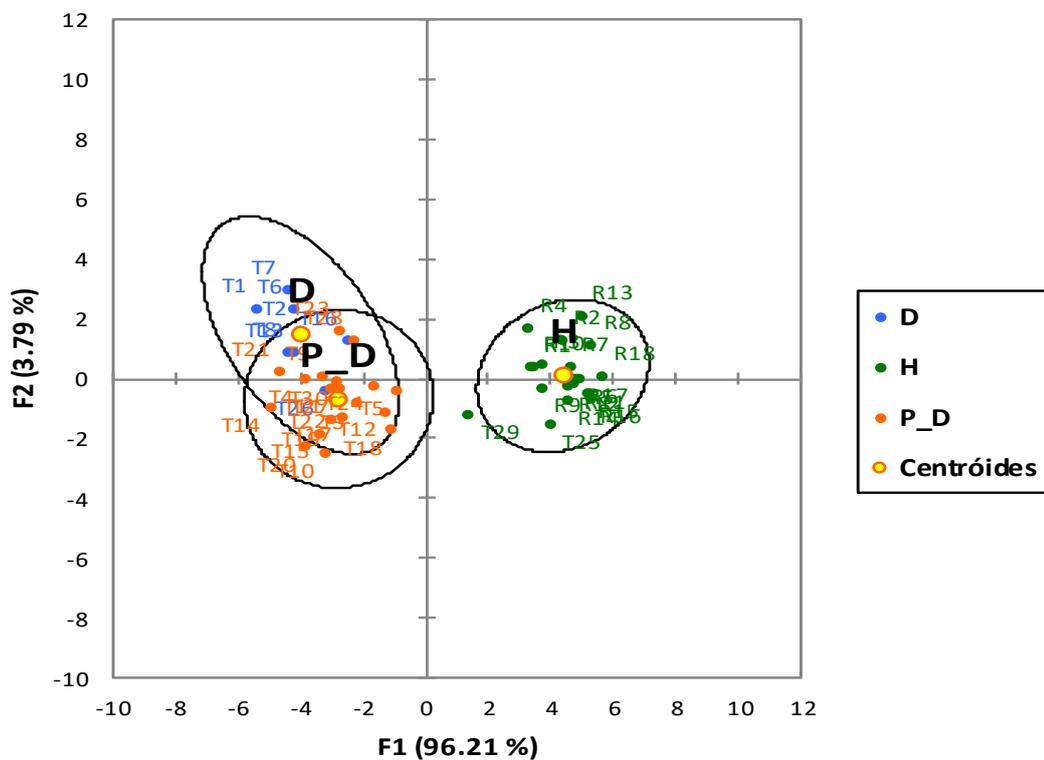
Taxa de Mortalidade											
Matriz de Dados	Areia		Silte		Argila		Alt		DRD		R ² do Modelo
	b	p	b	p	B	p	b	p	b	p	
Assembleia total	0,95	0,11	1,14	0,02	0,83	0,10	-6,9	0,16	-0,35	0,30	0,85
Dossel	0,94	0,19	1,86	0,005	0,80	0,19	-7,79	0,20	-0,98	0,05	0,85
Sub Dossel	0,78	0,34	0,97	0,15	0,68	0,34	-5,41	0,43	-0,46	0,32	0,76

Taxa de Recrutamento											
Matriz de Dados	Areia		Silte		Argila		Alt		DRD		R ² do Modelo
	b	p	b	p	b	p	b	p	b	p	
Assembleia total	0,009	0,22	0,007	0,23	0,009	0,15	-0,08	0,20	0,006	0,16	0,56
Dossel	-0,22	0,63	-0,03	0,92	-0,37	0,36	3,48	0,39	-0,03	0,92	0,79
Sub Dossel	0,26	0,35	0,17	0,45	0,31	0,20	-2,18	0,36	0,39	0,01	0,86

Os gradientes usados foram: areia, silte, argila, Altitude (ALT) e da rede de drenagem (DRD). b= coeficiente de regressão, p = probabilidade, ns = não significativo.

Com base nos resultados obtidos pela análise discriminante, verifica-se que as taxas de mortalidade são fortemente influenciadas pelas condições hidrológicas locais. Com 96,21% de explicação da variação dos dados para as parcelas, a figura 30 mostra a distribuição em função das condições hidrológicas e de drenagem do terreno classificados em drenados (D), hidromórficos (H) e parcialmente drenados (P_D).

Figura 30 – Análise discriminante para taxas de mortalidade e recrutamento por parcela para Assembleia de palmeiras na ESEC Cuniã.



A tabela 7 mostra os resultados do teste de lambda de Wilks, usado para explicar ou corroborar os resultados apresentados pela análise discriminante que obteve valores iguais a $\Lambda = 0,040$ e valor de $p = < 0,0001$. Verifica-se que o eixo fatorial I corresponde a 96% da variabilidade, sendo correlacionado às variáveis silte (-0,662), distância da drenagem (-0,959) e altitude (0,731). Quanto ao eixo fatorial II, possui maior correlação com areia (0,620), (tabela 7).

Tabela 7 – Autovalores e autovetores correspondentes à análise discriminante aplicada aos valores de palmeiras da ESEC Cuniã.

Análise discriminante para dados de palmeiras		
Autovalores:		
	F1	F2
Autovalor	14.797	0.583
Discriminação (%)	96.206	3.794
% acumulada	96.206	100.000
Correlações Variáveis/Fatores:		
	F1	F2
TR	-0.385	-0.203
TM	0.268	-0.193
Areia	0.189	0.620
Silte	-0.662	-0.549
Argila	0.639	-0.091
DRD	-0.959	-0.165
CTC	-0.504	-0.250
Alt	-0.731	0.328
Teste do lambda de Wilks (aproximação de Rao):		
Lambda	0.040	
F (Valor observado)	11.337	
F (Valor crítico)	1.678	
GL1	24	
GL2	68	
p-valor	< 0.0001	
alfa	0.05	

As taxas de mortalidade e recrutamento por espécie de palmeira também mostraram forte correlação com os gradientes hidrológicos locais. Os grupos obtidos na análise discriminante apontam que o conjunto de espécies com as maiores taxas de mortalidade e menores taxas de recrutamento estão no grupo hidromórfico (figura 31). Verifica-se que o eixo fatorial I corresponde a 96,95 % da variabilidade, sendo correlacionado ao silte (0,897), e o eixo fatorial II está melhor correlacionado à Areia (-0,814). As demais variáveis apresentaram baixa correlação com a formação dos grupos. O teste de lambda de Wilks que mostra índice de 0,273 e o valor de p foi de < 0,0001 (tabela 8).

Figura 31- Análise discriminante para taxas de mortalidade e recrutamento por espécie em assembleia de palmeiras na ESEC Cuniã.

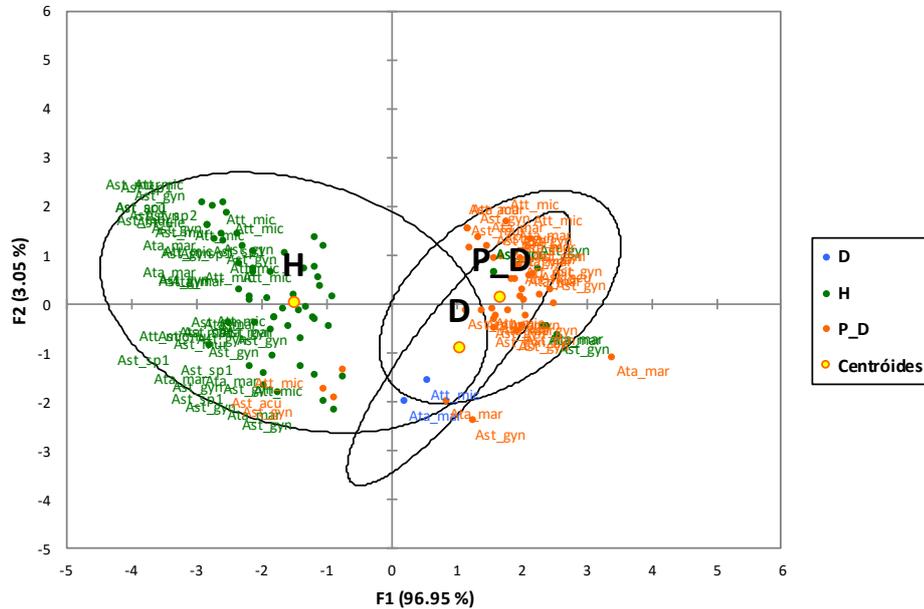


Tabela 8 – Autovalores e autovetores correspondentes à análise discriminante aplicada aos valores de palmeiras da ESEC Cuniã.

Análise discriminante para dados de espécies de palmeiras

Autovalores:

	F1	F2
Autovalor	2.403	0.076
Discriminação (%)	96.951	3.049
% acumulada	96.951	100.000

Correlações Variáveis/Fatores:

	F1	F2
TM_T	-0.167	0.052
TR_T	0.257	-0.086
Alt_T	-0.570	-0.166
Areia	-0.379	-0.814
Silte	0.897	0.322
Argila	-0.702	0.662
CTC	0.675	0.117

Teste do lambda de Wilks (aproximação de Rao):

Lambda	0.273
F (Valor observado)	34.031
F (Valor crítico)	1.555
GL1	22
GL2	820
p-valor	< 0.0001
alfa	0.05

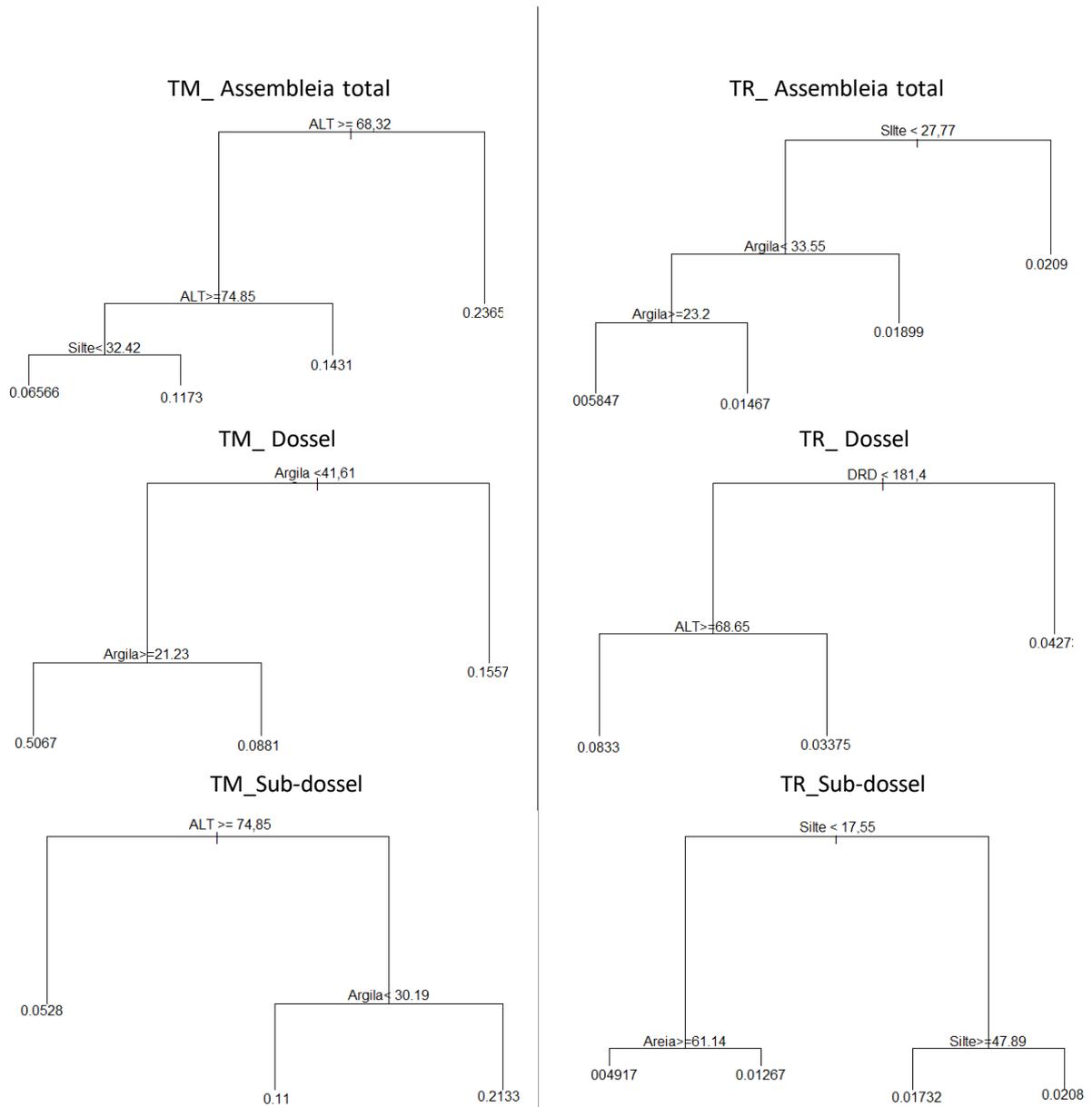
A formação de multigrupos foi consolidada pelo valor lambda de Wilks de que mostra índice de 0,273 e o valor de p foi de $< 0,0001$.

O modelo de árvore de regressão (AR), (figura 32) aplicado à taxa de mortalidade prevê que a mortalidade com valores superiores a 0,2365 ocorre em áreas de altitude igual ou maior que 68,32, em áreas de altitude acima de 74,85, as taxas diminuem para 0,1431. Depois, o Silte apresenta uma boa previsão das taxas de mortalidade, em parcelas com porcentagem de Silte menor que 32,42 as taxas de mortalidade variam de 0,117 a 0,0656.

Para espécies de palmeiras do dossel, a árvore de regressão mostra os gradientes de argila foi o melhor preditor para as mudanças nas taxas de mortalidade em palmeiras do dossel. Em parcelas onde há maior concentração de argila com valores igual ou superior a 41,61, as taxas de mortalidade foram de 0,1557, em parcelas com valores iguais ou inferior a 21,23 de argila as taxas variam entre 0,5067 a 0,0881. Na assembleia de espécies do subdossel, as variáveis mais significativas foram altitude e argila. Parcelas com altitude menor ou igual a 74,85 preveem taxas de mortalidade no subdossel de 0,0528, em parcelas mais altas a porcentagem de argila (30,19) mostra taxas variando entre 0,2133 a 0,11. O peso relativo, força e direção das variáveis explicativas mudou com cada uma das combinações usadas para avaliar as palmeiras, refletindo a diferença na resposta das espécies e assembleias as mudanças nas condições locais. Os resultados indicam que as variações nas taxas de mortalidade das palmeiras são fortemente afetadas pela resposta aos preditores em escala local.

Para as taxas de recrutamento, as variáveis mais importantes na assembleia total Silte, Argila. Em parcelas com porcentagem de Silte superior a 27,77 a taxa de recrutamento foi de 0,0209. Depois do Silte as porcentagens de argila foi o preditor mais explicativo, para parcelas com valores de argila maior que maior que 33,55 a taxa de recrutamento foi de 0,0189, onde a porcentagem de argila é menor ou igual a 23,2 prevê taxas entre 0,05847 a 0,01467. Para taxas de recrutamento no dossel, DRD e altitude são os preditores mais relevantes. Em parcelas mais próximas à água, prevê taxas de 0,0427. Onde a DRD não explica, a altitude da parcela passa a mostrar melhor previsão dos dados. Em parcelas com altitude igual ou superior a 68,65 as taxas são de 0,03375 em parcelas mais baixas prevê taxas de 0,0833. Para palmeiras do subdossel, Silte e areia são os preditores mais importantes. Onde o silte é mais importante as taxas variam entre 0,01732 a 0,0208. Em parcelas onde as porcentagens de areia são iguais ou menores que 61,14 as taxas de recrutamento no subdossel variam entre 0,04917 a 0,01267.

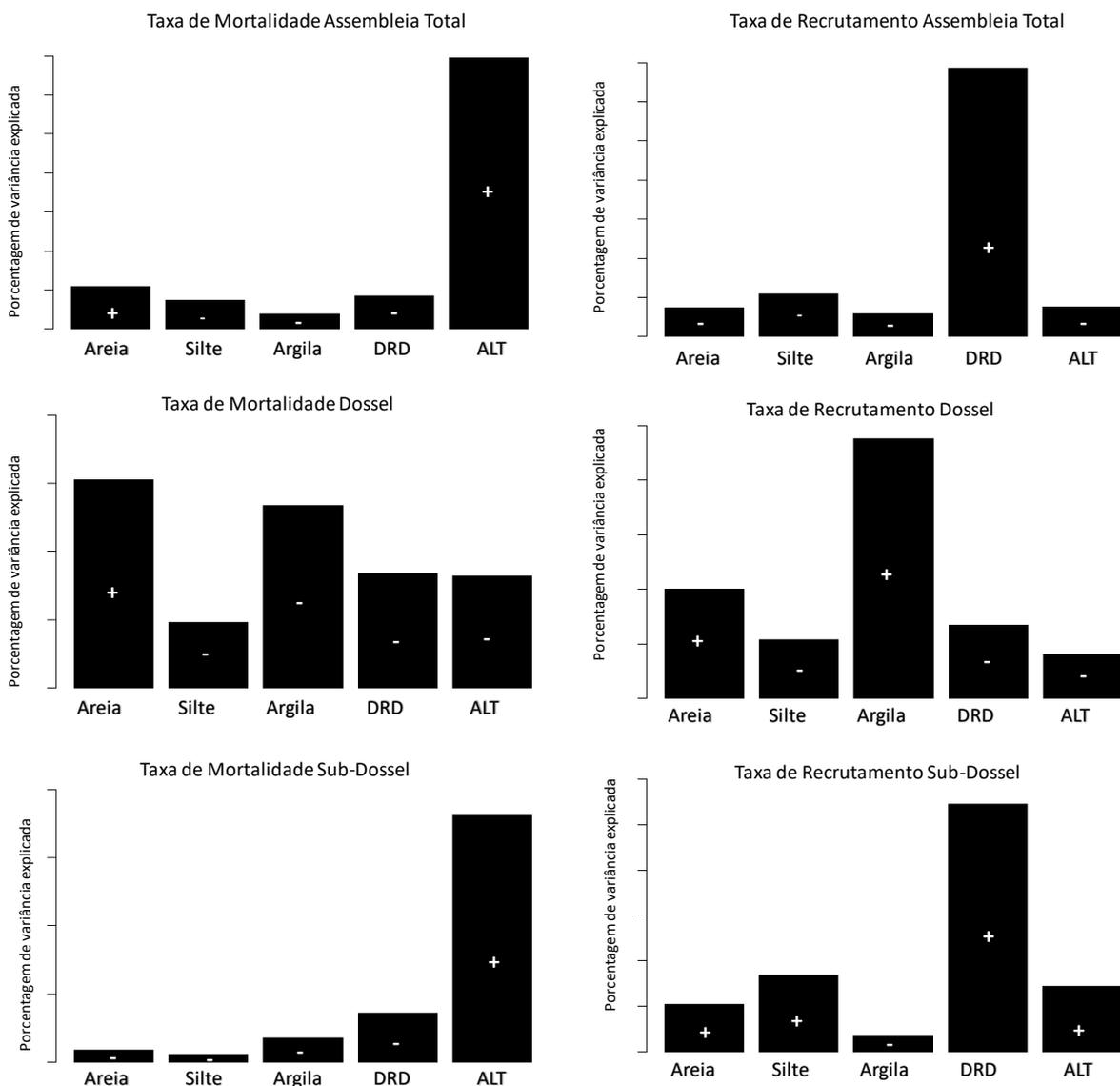
Figura 32 – Regressão para taxas de mortalidade e recrutamento.



Árvores de regressão para taxas de mortalidade e recrutamento obtidas durante o intervalo de tempo de 2010 a 2014 sobre a assembleia de palmeiras em 48 por espécie em assembleia de palmeiras na ESEC Cuniã.

Para a assembleia de palmeiras da ESEC Cuniã, a contribuição das variáveis muda entre as espécies de acordo com o porte e o tipo de parcela. Como mostrado na figura 33, tanto para mortalidade quanto para recrutamento a porcentagem de variância explicada para cada variável analisada muda. Para mortalidade as variáveis mais significativas foram o Altitude ($Z = 5,15$) na assembleia total. Para dossel, Areia (valor de $Z = 0,10$) e para a assembleia do subdossel, altitude ($Z = 1,41$). Nas taxas de recrutamento, para assembleia total de espécies, as maiores porcentagens foram obtidas por distância da água -DRD ($Z= 0,60$), para palmeiras do dossel, argila foi mais importante ($Z= 1,18$) e para palmeiras do subdossel a maior variância foi obtida também por DRD ($Z= 3,05$).

Figura 33 – Resultados das análises de árvore de regressão e mortalidade para taxas de mortalidade e recrutamento por espécie em assembleia de palmeiras na ESEC Cuniã.



5.4 Discussão: Taxas de mortalidade e recrutamento

A dinâmica de florestas tropicais está relacionada às condições ambientais (solo, temperatura e disponibilidade de água) locais e regionais. Entre os mecanismos usados para avaliação do crescimento e manutenção das populações estão o monitoramento das taxas de recrutamento e morte das espécies durante determinado período de tempo. Alder (1983) descreve recrutamento como o processo pelo qual as árvores surgem ao longo do processo temporal, ou seja, recrutadas são as plantas que atingem o diâmetro mínimo entre dois levantamentos subsequentes. Trata-se do número de novas plantas que atingiram ou ultrapassaram um tamanho mínimo mensurável no inventário (REZENDE, 2002). No entanto, tal definição não engloba espécies de pequeno porte e acaules como as palmeiras do subdossel da floresta muito comuns em áreas tropicais. Plantas de pequeno porte respondem de forma distinta às árvores sobre condições de variação climática. Para as palmeiras do Cuniã, o número de plantas recrutadas entre 2010 e 2014 foi de 555 indivíduos distribuídos em várias espécies. Esse número é bem inferior ao de plantas que morreram no mesmo período. Entre 2010 e 2014 o número de mortos foi cinco vezes superior ao de novos recrutamentos na assembleia de palmeiras.

A mortalidade refere-se ao número de árvores que foram mensuradas inicialmente, que não foram cortadas, e morreram durante o período de crescimento. A mortalidade pode ser causada por diversos fatores como: idade ou senilidade; competição e supressão; doenças ou pragas; condições climáticas; fogos silvestres e por anelamento e envenenamento, injúrias, corte ou abate da árvore (SANQUETTA, 1996). No entanto, recentes pesquisas têm mostrado que eventos climáticos extremos são responsáveis por taxa significativa de mortalidade em plantas em florestas tropicais (BOERS et al., 2014; MARENGO et al., 2009; TOLEDO, 2009). Os resultados mostrados por esses estudos criam nova percepção sobre a dinâmicas das florestas tropicais e as consequências de mudanças climáticas sobre as espécies. A mortalidade de palmeiras no Cuniã apresentou correlação positiva apenas com algumas das variáveis medidas em campo. Silte, CTC, Altitude e DRD foram as variáveis mais importantes em todas as análises feitas. O recrutamento apresentou significância apenas para as taxas do subdossel com DRD evidenciando a importância da proximidade da água e do alagamento sobre as espécies.

Assim como as regressões, a análise discriminante mostra que o gradiente hidrológico é importante para a dinâmica das palmeiras na área. A evidente separação dos grupos em função da drenagem do terreno mostra que as taxas de mortalidade e recrutamento foram diretamente

influenciadas por esse gradiente. O grupo hidromórfico-H une as parcelas próximas a água, que apresentaram taxas de mortalidade significativamente superior as parcelas mais distantes dos igarapés que compõem os grupos drenado-D e parcialmente drenado-P_D. Essa distribuição mostra que a heterogeneidade de condições hídricas locais é um forte preditor para a dinâmica de crescimento e estabilidade das populações de palmeiras nas parcelas. Em contrapartida, as taxas de mortalidade os valores de recrutamento foram inversos aos primeiros, o menor número de plantas recrutadas foi observado nas parcelas que compõe o grupo “H”. Os baixos valores de recrutamento nas parcelas mais úmidas estão relacionados a evento de cheia ocorrido em 2013/2014, que resultaram em forte inundação das parcelas próximas aos igarapés locais, acarretando a mortalidade da maioria dos indivíduos de pequeno porte, jovens e plântulas. Existe, portanto, tendência a mais indivíduos recrutados nas parcelas mais distantes da água. Tal tendência mostra que populações de espécies como *Geonoma baculífera*, *Euterpe precatória* Mart., *Mauritia flexuosa* L. exclusivas em parcelas ripárias sofreram interferência maior do alagamento. Para essas espécies, a taxa de recrutamento foi ausente ou pouco significativa na manutenção do tamanho da população. A formação dos grupos e subgrupos de espécies é determinada pelas condições edáfica e hidrológicas locais. Nas parcelas onde os solos são do tipo argissolo e gleyssolo, com forte presença da água espécies como maior exigência hídrica apresentaram altas taxas de mortalidade e baixo recrutamento (grupo hidromórfico). As parcelas de neossolo e latossolo, que compõe o grupo de parcelas parcialmente drenadas-P_D, as taxas de mortalidade e recrutamento foram mais variáveis. Espécies predominantes das áreas mais drenadas-D foram favorecidas, uma vez que a distância da água significou menor influência nas taxas de mortalidade, reduzindo o número de indivíduos mortos e aumento no recrutamento.

A árvore de regressão foi usada para verificar as probabilidades de interação entre as taxas de mortalidade e recrutamento com as variáveis observadas, mostrando resultados que reforçam a hipótese de que as mortes e recrutamento na comunidade de palmeiras na ESEC Cuniã estão fortemente associadas aos gradientes hidrológicos e edáficos locais. A heterogeneidade do ambiente na área está atuando de forma distinta na dinâmica das populações do dossel e subdossel. Porém, mesmo em espécies de pequeno porte, a distância da água mostrou-se o principal fator de variação no tamanho das populações entre o primeiro e segundo levantamento. Espécies como *Lepidicaryum tenue* Mart., por exemplo, apresentaram mortalidade próximas à água, porém, nas parcelas mais distante a espécie apresentou recrutamento maior que mortos.

Outras espécies como as dos gêneros *Geonoma* e *Bactris* as taxas de mortalidade foram superiores à de recrutamento. Quanto mais distante da água, maior foi o recrutamento e menor a mortalidade. A figura 32 indica a relação entre a taxa de recrutamento e as condições hidrológicas das parcelas, evidenciando que as taxas tendem a diminuir conforme aumenta a proximidade da água. A variação na inclinação do terreno e altitude da parcela determinou diferentes condições de alagamento durante os períodos de maior precipitação influenciando de forma distinta as populações de acordo com a altitude do terreno as porcentagens granulométricas e as condições hidrológicas que são diretamente afetadas pelos dois primeiros componentes.

Os altos níveis de alagamento e transbordamento dos igarapés foi resultado da alta precipitação em 2014. Portanto, determinar se os eventos ocorridos nos intervalos entre 2010 e 2014 são capazes de influenciar os padrões espaciais de mortalidade das espécies de palmeiras na ESEC Cuniã pode ajudar na identificação de áreas mais propensas a apresentar maior mortalidade de espécies para futuros eventos de alterações e ou instabilidade climática. As espécies de palmeiras estão correlacionadas, em parte, às condições edáficas (porcentagem de silte), nutricionais (CTC) altitude e com a dinâmica hidrológica da área (distância do igarapé e inundação). Os eventos da seca de 2010 e a cheia histórica do final de 2013 e início de 2014, causaram efeitos diretos sobre a estrutura da comunidade, agindo diretamente nas taxas de mortalidade e recrutamento tanto nas áreas terrestres como ripárias.

Segundo Hugish et al. (2011), as taxas de mortalidade e recrutamento apresentam relações intrínsecas com a precipitação. A falta ou excesso de chuvas influencia, principalmente, nas taxas de mortalidade. Os autores afirmam que, em escala regional, a falta de chuvas tem contribuído com o aumento da mortalidade das árvores amazônicas; na escala de comunidades, no entanto, é o excesso de chuvas que mais contribui para o aumento da mortalidade.

As árvore de regressão e os gráficos da partição hierarquica mostraram resultados similares aos modelos de regressão multipla e discriminante, indicando silte, DRD e altitude como as variáveis mais importantes para a dinâmica das palmeiras. A contruição muda de acordo com o porte das espécies, no entanto, para recrutamento e para a mortalidade, essas variaveis compõem os primeiros nós de todas as árvores evidenciando a forte influência deles sobre a morte e recrutamento de palmeiras na ESEC Cuniã. É possível usar a mudança nos valores desses gradeintes para prever a mudanças nas taxas das espécies para altitude e DRD, mostrando influencia negativa, uma vez que parcelas mais baixas e mais úmidas apresentarem as maiores taxas de mortalidade e as menores de recrutamento.

Os modelos de partição hierárquica mostrados na figura 33 apresentam os resultados gráficos, mostram as variáveis pela porcentagem de variância explicada individualmente por cada uma sobre a variável resposta. Aqui ela foi aplicada junto à análise de regressão de forma a reforçar ou demonstrar mais claramente a contribuição individual de cada gradiente. Pela porcentagem de variância explicada por cada variável com valor de Z mostrando qual o preditor mais importante a partição hierárquica reforça os resultados da AR e discriminante apontando silte, altitude e DRD como melhores preditores.

A cheia em 2013/14 resultou em alta taxa de mortalidade entre as espécies, principalmente nas parcelas ripárias em espécies como *Euterpe precatória*, *Geonoma baculífera* duas das espécies com maior número de plantas mortas, ocorre quase que exclusivamente. Nestas parcelas foi onde os efeitos do aumento do nível das águas foram mais severos, evidenciando que o aumento do nível das águas nos igarapés durante os meses com maior precipitação, afetou de forma distinta as populações de palmeiras.

Portanto, para as populações de palmeiras, o gradiente hidrológico atua como fator limitante para a estrutura, manutenção e desenvolvimento das espécies. Apesar de as parcelas ripárias apresentarem maior diversidade de espécies, mostrando que a proximidade da água contribui para a colonização de algumas espécies ausentes em parcelas secas, a forte enchente ocorrida entre 2013 e 2014 resultou em longo período de alagamento com transbordamento dos igarapés por vários meses, a alta do nível das águas acarretou a mortalidade de parte significativa das populações de palmeiras mais próximas a água.

Segundo Borma e Nobre (2013), a variabilidade climática tem efeitos importantes sobre as florestas da Amazônia. Dados apresentados por Marengo et al. (2011) mostram que a seca de 2010 provocou a redução da precipitação em extensa área geográfica com três milhões de quilômetros quadrados e os totais de precipitação acumulados ficaram abaixo da média histórica. Sobre a influência desse evento sobre espécies de palmeiras, Salm et al. (2007) investigaram a riqueza e abundância de palmeiras em gradiente sazonal; segundo os autores, as espécies de palmeiras mostraram forte influência de pressão de vapor (uma medida de umidade do ar, modulada por temperatura) e sazonalidade sobre a temperatura: as regiões cuja riqueza de palmeiras foi mais alta foram aquelas onde a temperatura e a umidade foram simultaneamente altas, e que apresentaram menor sazonalidade na temperatura.

Os resultados obtidos neste estudo mostram que a distribuição de palmeiras parece estar fortemente associada a fatores climáticos, apoiando a ideia de que as palmeiras se tornaram vulneráveis a condições ambientais extremas. Dessa forma, elas têm sua distribuição concentrada naquelas regiões tropicais e subtropicais com condições constantes tanto de temperatura (amenas a altas) como de umidade ao longo do ano. O longo período de alagamento ocorrido durante a última cheia tornou o ambiente instável para as espécies de pequeno porte, jovens e plântulas, resultando em alta taxa de mortalidade e recrutamento quase inexistente nas parcelas mais afetadas pela cheia.

Shimbo (2013), estudando a influência da heterogeneidade ambiental sobre palmeiras em floresta de terra firme na Amazônia Oriental, relatou que espécies do subdossel foram mais afetadas pelas variações ambientais que as de grande porte. O estudo mostra que ambientes muito heterogêneos tendem a apresentar mais instabilidade, o que afeta o desenvolvimento das espécies. Esses resultados mostram que, quanto mais heterogêneo forem os ambientes, e quanto mais bruscas foram as mudanças que ocorrem em períodos curtos de tempo, as espécies tendem a responder de forma negativa como ocorreu nas parcelas do Cuniã, onde o número de mortos foi superior ao de recrutas em todas as parcelas onde ocorreu alagamento. Para as taxas de recrutamento, as espécies dos gêneros *Geonoma* e *Bactris* foram as que apresentaram relações mais negativas com as condições hidromórficas do solo. As espécies mais generalistas encontradas tanto nas parcelas úmidas quanto nas secas como *Lepidocaryum tenue* Mart., *Oenocarpus bataua* Mart., *Oenocarpus minor* Mart., *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. e *Bactris acathocarpa* Mart., tiveram as menores perdas por mortalidade.

A região do interflúvio Purus-Madeira possui essas características de pouca variação entre os períodos sazonais. No entanto, nas últimas décadas, eventos extremos de seca ou enchentes têm ocorrido com intervalos de tempo entre cinco e dez anos. Tais eventos têm acarretado grandes mudanças nas paisagens locais. A mortalidade de palmeiras na área foi significativamente superior onde o transbordamento dos igarapés foi maior.

O gradiente de altitude mesmo com pouca variação entre as parcelas na grade em conjunto com as condições hidrológicas tornou-se um forte preditor sobre a dinâmica das populações. A importância deste fator já foi relatada em estudos que mostram os gradientes de topografia e altitude exercem seletividade sobre as espécies de plantas em florestas tropicais (BELLINGHAM e TANNER, 2000).

Sobre o componente água Anderson et al., (2010) afirma que a oferta irregular de água afeta a produtividade em florestas tropicais, mais profundamente que qualquer variável climática. Eventos de seca caracterizados pela insuficiência de água ou grandes enchentes afetam a dinâmica de crescimento e distribuição das espécies. Entre os processos diretamente afetados estão a reprodução. Estudos fenológicos em plantas apontam que, após eventos climáticos extremos, as taxas de floração e frutificação, além da redução da área foliar (NEPSTAD, 2002), bem como as taxas de recrutamento e mortalidade sofrem variações significativas com perdas na população.

Apesar de as palmeiras possuírem ampla capacidade de adaptação, para muitos tipos de ambiente, que vão desde áreas úmidas até algumas paisagens bem secas, elas são sensíveis a variações intensas nas condições locais. O estudo feito por Sousa (2013) sugere que as espécies de florestas tropicais úmidas são sensíveis a eventos extremos como seca, o que resulta na restrição a sua diversidade e abundância em áreas mais secas. Na ESEC Cuniã, a diferença na diversidade de espécies entre parcelas secas e úmidas, também mostra que as espécies possuem restrições quanto às condições de umidade e ou proximidade com a água, já que a maior riqueza ocorreu nas parcelas ripárias. Consequentemente, maior número de espécies foram afetadas nas parcelas ripárias do que nas terrestres quanto as taxas de mortalidade. Portanto, o transbordamento dos igarapés seguido de período longo de inundação são os principais responsáveis pelas taxas de mortalidade ocorridas na área.

O estudo feito por Ferreira (1997) em florestas de igapó mostra que a composição florística, riqueza de espécies, estrutura da floresta e diversidade podem estar relacionadas à variação da duração da inundação nessas áreas. A introdução, estabelecimento e permanência de uma população é afetada pela dinâmica hídrica local. As condições hídricas do solo e a proximidade com corpus d'água como os igarapés no Cuniã, exercem forte influência sobre a riqueza e a composição das espécies encontradas nas comunidades de palmeiras e, geralmente, a riqueza diminui com o aumento da inundação. No caso do evento da cheia histórica, o grande aumento no nível do rios e transbordamento dos igarapés resultou em alta taxa de mortalidade e baixa taxa de recrutamento principalmente nas parcelas mais próximas da água.

Alterações nas taxas de mortalidade e recrutamento das espécies podem variar; para a assembleia de palmeiras da ESEC Cuniã, a granulometria, Altitude e condições hidrológicas afetam conjuntamente as espécies e populações conforme o tipo de parcela e o porte da planta. A análise de caminhos evidencia a variação na resposta das espécies aos gradientes ambientais.

No entanto um gradiente que não mostra influência direta sobre uma assembleia, afeta indiretamente sua dinâmica através da interação com outra variável, como ocorre entre as porcentagens de silte e argila influenciadas pela altitude da parcela agindo indiretamente sobre as taxas de mortalidade das espécies. Ou a variação na reposta ao gradiente de altitude entre as espécies do dossel e subdossel, enquanto para as primeiras o gradiente apresenta um coeficiente negativo, para espécies do subdossel, o aumento na altitude da parcela age de forma positiva uma vez que quanto mais alta a parcela, menor é a mortalidade e o recrutamento tende a aumentar. Portanto a compreensão da dinâmica da assembleia de palmeiras está ligada não só a identificação dos fatores mais significativos, mas como esses mesmos fatores atuam simultaneamente sobre as espécies, e como a ocorrência de eventos extremos como o ocorrido em 2014/2015, acarreta para o ecossistema em termos de equilíbrio e manutenção das populações de palmeiras no interflúvio Purus-Madeira.

5.5 Conclusão: Taxas de mortalidade e recrutamento

As variações nas condições climáticas locais afetam as taxas de mortalidade e recrutamento das espécies de palmeiras nas 48 parcelas da ESEC Cuniã. As condições hidrológicas locais mediadas pela distância da drenagem, a altitude, o CTC e o teor de silte são os principais preditores para a dinâmica das populações, que respondem de forma variada de acordo com o porte.

Eventos climáticos extremos atuam de forma negativa para a maior parte das espécies que apresentaram taxas de mortalidade superior à de recrutamento. No entanto monitoramento de longo prazo, com sucessivos censos nas populações locais, é necessário para esclarecer como as mudanças ambientais aliadas com condições edáficas e topográficas das parcelas afetará a estrutura e desenvolvimento das espécies de palmeiras.

Referências

- ALDER, D. **Growth and yield of the mixed forests of the humid tropics: a review**. Oxford: FAO Report, 1983.
- ANDERSEN, K. M. et al. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. **Oecologia**, v. 168, n. 2, p. 519–531, 2012.
- ANDERSON, L. O., MALHI, Y., ARAGÃO, L. E. O. C., LADLE, R., ARAI, E., BARBIER, N. and PHILLIPS, O. Remote sensing detection of droughts in Amazonian forest canopies. **New Phytologist**, 187: 733–750. 2010.
- ANDRADE MIRANDA, I. P. DE et al. Palmas de comunidades ribereñas como recurso sustentable en la Amazonía brasileña. **Rev. Peru. biol.**, v. 15, n. supl. 1, p. 115–120, 2008.
- BALSLEV J. LUTEYN, B., H. Composition and structure of adjacent unflooded and flood-plain forest in Amazonian Ecuador. **Opera Bot.**, 1987.
- BALSLEV, H. et al. Species Diversity and Growth Forms in Tropical American Palm Communities. **The Botanical Review**, v. 77, n. 4, p. 381–425, 30 Dez. 2011.
- BALSLEV, H. Palm Harvest Impacts in North-Western South America. **The Botanical Review**, v. 77, n. 4, p. 370–380, Dez. 2011.
- BASNET, K. Effect of Topography on the Pattern of Trees in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) Dominated Rain Forest of Puerto Rico. **Biotropica**, v. 24, n. 1, p. 31, 1 mar. 1992.
- BELLINGHAM, P. J.; TANNER, E. V. J. The Influence of Topography on Tree Growth, Mortality, and Recruitment in a Tropical Montane Forest1. **Biotropica**, v. 32, n. 3, p. 378, 2000.
- BEZEMER, T. M. et al. Divergent composition but similar function of soil food webs of individual plants: plant species and community effects. **Ecology**, v. 91, n. 10, p. 3027–36, Out. 2010.
- BISPO, P. DA C.; VALERIANO, M. DE M.; KUPLICH, T. M. Variáveis geomorfométricas locais e sua relação com a vegetação da região do interflúvio Madeira-Purus (AM-RO). **Acta Amazonica**, v. 39, n. 1, p. 81–90, mar. 2009.
- BJORHOLM, S. et al. Environmental and spatial controls of palm (*Arecaceae*) species richness across the Americas. **Global Ecology and Biogeography**, v. 14, n. 5, p. 423–429, 18 Ago. 2005.
- BLACH-OVERGAARD, A. et al. Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. **Ecography**, v. 33, n. 2, p. 380–390, Mai. 2010.
- BOERS, N. et al. Prediction of extreme floods in the eastern Central Andes based on a complex networks approach. **Nature Communications**, v. 5, p. 5199, 14 Out. 2014.
- BOLL, T. et al. Spatial distribution and environmental preferences of the piassaba palm *Aphandra natalia* (*Arecaceae*) along the Pastaza and Urituyacu rivers in Peru. **Forest Ecology and Management**, v. 213, n. 1-3, p. 175–183, Jul. 2005.
- BORCHSENIUS, F e SKOV, F. Ecological Amplitudes of Ecuadorian Palms. **Building**, v. 41, n. 4, p. 179–183, 1997.

- BOTREL, R. T.; FILHO, A. R. Y. T. O.; RODRIGUES, L. A. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Rev. bras. Bot.** 2002, vol. 25, n. 2 p. 195–213, 2002.
- BROKAW, N. V. L. Treefalls: frequency, timing and consequences. In: E. G. Leigh Jr.; A. S. Rand.; D. M. Windsor (eds). **The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes**. Washington: Smithsonian Institution Press. P. 101-108, 1982.
- BROWN, J. H.; MAURER, B. A. Macroecology: The Division of Food and Space among Species on Continents James. **Science**, v. 243, n. 4895, p. 1145–1150, 1989.
- CARVALHO, A. L. de; FERREIRA, E. J. L.; LIMA, J. M. T. Comparações florísticas e estruturais entre comunidades de palmeiras em fragmentos de floresta primária e secundária da Área de Proteção Ambiental Raimundo Irineu Serra – Rio Branco, Acre, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 40, n. 4, p. 657–666, dez. 2010.
- CASTILHO, C. V. DE. **Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central**. [s.l.] INPA/UFAM, 2004.
- CHAUVEL, A.; LUCAS, Y.; BOULET, R. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. **Experientia**, v. 43, n. 3, p. 234–241, Mar. 1987.
- CLARK, D. A et al. Edaphic and Human Effects on Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Palms. **Ecology**, v. 76, n. 8, p. 2581–2594, 1995.
- CLARK, D. B.; PALMER, M. W. Edaphic Factors and the Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Trees. **Ecology**, v. 80, n. 8, p. 2662–2675, 1999.
- CLARKE, K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, v. 18, n. 1, p. 117–143, Mar. 1993.
- CONDIT, R. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. **Science**, v. 295, n. 5555, p. 666–669, 25 jan. 2002.
- CONDIT, R. et al. Defining and mapping vegetation types in mega-diverse tropical forests. **Trends in Ecology e Evolution**, v. 11, n. 1, p. 4–5, Jan. 1996.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Mortality Rates of 205 Neotropical Tree And Shrub Species and the Impact of a Severe Drought. **Ecological Monographs**, v. 65, n. 4, p. 419–439, 1995.
- CONNELL, J. H. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. **Science**, v. 199, n. 4335, p. 1302–1310, 24 Mar. 1978.
- COSTA, F. R. C. et al. Gradients within gradients: the mesoscale distribution patterns of palms in a central amazonian forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, n. 1, p. 69–78, 2009.
- COSTA, F. R. C.; MAGNUSSON, W. E.; LUIZAO, R. C. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 5, p. 863–878, Out. 2005.
- COX, P. M. et al. Increasing risk of Amazonian drought due to decreasing aerosol pollution. **Nature**, v. 453, n. 7192, p. 212–215, 8 May. 2008.
- DE ASSIS, R. L.; WITTMANN, F. Forest structure and tree species composition of the understorey of two central Amazonian varzea forests of contrasting flood heights. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 206, n. 3, p. 251–260, Mar. 2011.

- DE CASTILHO, C. V. et al. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. **Forest Ecology and Management**, v. 234, n. 1-3, p. 85–96, Out. 2006.
- DRUCKER, D. P.; COSTA, F. R. C.; MAGNUSSON, W. E. How Wide Is the Riparian Zone of Small Streams in Tropical Forests? A Test with Terrestrial Herbs. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, n. 1, p. 65–74, 2008a.
- DRUCKER, D. P.; COSTA, F. R. C.; MAGNUSSON, W. E. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology*, v. 24, n. 01, p. 65–74, 3 Jan. 2008b.
- DUIVENVOORDEN, J. F. ECOLOGY: Beta Diversity in Tropical Forests. *Science*, v. 295, n. 5555, p. 636–637, 25 jan. 2002.
- EISERHARDT, W. L. et al. Geographical ecology of the palms (*Arecaceae*): determinants of diversity and distributions across spatial scales. **Annals of Botany**, v. 108, n. 8, p. 1391–1416, 1 dez. 2011b.
- EISERHARDT, W. L. et al. Testing the Water–Energy Theory on American Palms (*Arecaceae*) Using Geographically Weighted Regression. **PLoS ONE**, v. 6, n. 11, p. e27027, 3 nov. 2011a.
- EMBRAPA. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**, Brasília: EMBRAPA, 370p. 1999.
- EMBRAPA. **Manual de Métodos de Análise de Solo**. 2. ed. Rio de Janeiro: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 1997.
- FARR, T. G. et al. The Shuttle Radar Topography Mission. **Reviews of Geophysics**, v. 45, n. 2, p. RG2004, 19 May. 2007.
- FEARNSIDE, P. M.; GRAÇA, P. M. L. DE A. BR-319: Brazil's Manaus-Porto Velho Highway and the Potential Impact of Linking the Arc of Deforestation to Central Amazonia. **Environmental Management**, v. 38, n. 5, p. 705–716, 21 Nov. 2006.
- FELFILI, J. M.; REZENDE, A. C.; SILVA-JÚNIOR, M. C.; NOGUEIRA, P. E.; WALTER, B. M. T; ENCINAS, J. I. e SILVA, M. A. Fitossociologia da vegetação arbórea. Pp. 45-98. In: Felfili, J.M.; Rezende, A.V. e Silva-Júnior, M.C. (Orgs.). **Biogeografia do Bioma Cerrado: vegetação e solos da Chapada dos Veadeiros**. Brasília, FINATEC, 2007.
- FERREIRA, R. L. C. et al. Deposição e acúmulo de matéria seca e nutrientes em serapilheira em um bosque de sabiá (*Mimosa caesalpiniiifolia Benth.*). **Revista Árvore**, v. 31, n. 1, p. 7–12, fev. 2007.
- GANDOLFI, S. **História natural de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas (SP, Brasil)**. Tese de Doutorado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 2000. 520 f.
- GARRIDO-PÉREZ, E. I. et al. Effects of lianas and Hurricane Wilma on tree damage in the Yucatan Peninsula, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, n. 05, p. 559–562, 8 Set. 2008.
- GENTRY, A H. Tree species richness of upper Amazonian forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 85, n. 1, p. 156–159, 1 Jan. 1988.

- GIEHL, E. L. H.; JARENKOW, J. A. Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. **Acta Botanica Brasileira**, v. 22, n. 3, p. 741–753, set. 2008.
- GOMES DE FREITAS, C. et al. Topographic separation of two sympatric palms in the central Amazon – does dispersal play a role? **Acta Oecologica**, v. 39, p. 128–135, Fev. 2012.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M.. **Princípios de Estatística em Ecologia**. Artmed, 2011
- HAITJEMA, H. M.; MITCHELL-BRUKER, S. Are water tables a subdued replica of the topography? **Ground Water**, v. 43, n. 6, p. 781–786, 24 Ago. 2005.
- HENDERSON, A. A revision of *Geonoma* (*Arecaceae*). **Phytotaxa**, v. 17, n. 1, p. 1–271, 2011.
- HENDERSON, A. et al. Flowering Phenology of a Palm Community in a Central Amazon Forest. **Brittonia**, v. 52, n. 2, p. 149, Abr. 2000.
- HENDERSON, A. **The palms of the Amazon**. [s.l.] Oxford University Press, 1995.
- Hill, M.O., 1979. TWINSpan: A FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two Way Table by Classification of Individual and Attributes Ecology and Systematics. Cornell University, Ithaca, NY., USA., Pages: 90.
- IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. [s.n.t.].
- JOHN, R. et al. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. **Pnas**, v. 104, n. 3, p. 864–9, 2007.
- JONES, M. M. et al. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 1, p. 181–195, Jan. 2006.
- JORDAN, C.. **An amazonian Rainforest**. Paris: UNESCO, 1989.
- KAHN, F. The distribution of palms as a function of local topography in Amazonian terra-firme forests. **Experientia**, v. 43, n. 3, p. 251–259, Mar. 1987.
- KAHN, F.; DE CASTRO, A. The Palm Community in a Forest of Central Amazonia, Brazil. **Biotropica**, v. 17, n. 3, p. 210, set. 1985.
- KAHN, F.; DE GRANVILLE, J.-J. **Palms in Forest Ecosystems of Amazonia**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1992. v. 95
- KAHN, F.; MEJIA, K.; MEJÍA, K. Notes on the biology, ecology and use of a small Amazonian palm: *Lepidocaryum tessmannii*. **Principes**, v. 31, n. 1, p. 14–19, 1987.
- KOEBERNICK, J. Germination of palm seed. **Principes**, v.15, n.2, p.134-137, 1971.
- KUBOTA, Y.; MURATA, H.; KIKUZAWA, K. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 230–240, 2004.
- LANDIM, P. M. B.. **Análise estatística de dados geológicos multivariados**. São Paulo. Oficina de Textos, 2011.
- LEIDIANE LEÃO DE OLIVEIRA. **Interações da estrutura da vegetação com a topografia e solo na floresta nacional do Amapá**. Tese (Programa de pós-Graduação em Biodiversidade Tropical) Porto Velho: Universidade Federal do Amapá, 2012.
- LESCURE, J.-P.; BOULET, R. Relationships Between Soil and Vegetation in a Tropical Rain Forest in French Guiana. **Biotropica**, v. 17, n. 2, p. 155, Jun. 1985.

- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969 – 1982). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge. 3: 347 – 358.
- LIEBERMAN, M. et al. Small-Scale Altitudinal Variation in Lowland Wet Tropical Forest Vegetation. **The Journal of Ecology**, v. 73, n. 2, p. 505, Jul. 1985.
- LORENZI, H.; NOBLICK, L.R.; KAHN, F. e FERREIRA, E. **Flora brasileira: Arecaceae (Palmeiras)**. Nova Odessa: Instituto Plantarum. 382p. 2010.
- MACÍA, M. J. et al. Palm Uses in Northwestern South America: A Quantitative Review. **The Botanical Review**, v. 77, n. 4, p. 462–570, Dez. 2011.
- MAGNUSSON, W. E. et al. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 19–24, 2005.
- MANZI, M.; COOMES, O. T. Managing Amazonian palms for community use: A case of aguaje palm (*Mauritia flexuosa*) in Peru. **Forest Ecology and Management**, v. 257, n. 2, p. 510–517, 2009.
- MARENGO, J. et al. Hydro-climatic and ecological behaviour of the drought of Amazonia in 2005. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 363, n. 1498, p. 1773–1778, 27 May. 2008.
- MARENGO, J. A. et al. The drought of 2010 in the context of historical droughts in the Amazon region. **Geophysical Research Letters**, v. 38, n. 12, p. n/a–n/a, Jun. 2011.
- MARENGO, J. et al. Global warming and climate change in Amazonia: Climate-vegetation feedback and impacts on water resources. In: [s.l: s.n.]. p. 273–292.
- MCCUNE, B. and M. MEFFORD. **Multivariate Analysis of Ecological Data Version 4.17**. M.J.M Software. 1st Edn., Glenden Beach, Oregon, USA., p 233, 1999.
- MINCHIN, P.R.. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. **Vegetation** 69:89-107, 1987.
- MITTELBAACH, G. G. et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology Letters**, v. 10, n. 4, p. 315–331, Abr. 2007.
- MONTUFAR, R.; PINTAUD, J. C. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, n. 1, p. 127–140, 2006.
- MOULATLET, G. M. **A importância de condições hidrológicas na distribuição e conservação de plantas herbáceas de sub-bosque em florestas amazônicas: uma contribuição em escala regional**. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisa na Amazônia – INPA, 2012.
- MOULATLET, G. M. et al. Local Hydrological Conditions Explain Floristic Composition in Lowland Amazonian Forests. **Biotropica**, v. 46, n. 4, p. 395–403, 10 Jul. 2014.
- MULLER-LANDAU, H. C. et al. Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models. **Ecology Letters**, v. 9, n. 5, p. 589–602, May. 2006.
- NAVARRO, J. A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. Impact of leaf harvest on populations of *Lepidocaryum tenue*, an Amazonian understory palm used for thatching. **Tropical Conservation Science**, v. 4, n. 1, p. 25–38, 2011.

- NEPSTAD, D. C. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, above-ground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. **Journal of Geophysical Research**, v. 107, n. D20, p. 8085, 2002.
- NORMAND, S. et al. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. **Plant Ecology**, v. 186, n. 2, p. 161–176, 2006.
- OLIVEIRA, L. L. DE et al. Precipitação efetiva e interceptação em Caxiuanã, na Amazônia Oriental. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 4, p. 723–732, dez. 2008.
- PACHECO, M. A. W. Effects of flooding and herbivores on variation in recruitment of palms between habitats. **Journal of Ecology**, v. 89, n. 3, p. 358–366, Jun. 2001.
- PANSONATO, M. P. **Padrões de distribuição de plantas ao longo de gradientes ambientais na Amazônia central: uma comparação entre duas paisagens**. Dissertação (Programa de Pós-graduação em Ecologia) Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2011.
- PEDERSEN, H. B. Moco palm = fibers: use and management of *Astrocaryum Standleyanum* (*Arecaceae*) in Ecuador I. **New York**, v. 48, n. 3, p. 310–325, 1994.
- PÉLISSIER, R.; DRAY, S.; SABATIER, D. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. **Plant Ecology**, v. 162, n. 2, p. 143–156, 2002.
- PENNISI, E. What determines species diversity? **Science** (New York, N.Y.), v. 309, n. 5731, p. 90, 1 Jul. 2005.
- PHILLIPS, O. L., P. HALL, A. H. GENTRY, S. A. SAWYER, and R. VÁSQUEZ. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91:2805–2809, 1994.
- POULSEN, A. D.; TUOMISTO, H.; BALSLEV, H. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. **Biotropica**, v. 38, n. 4, p. 468–478, 2006.
- RENNÓ, C. D. et al. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. **Remote Sensing of Environment**, v. 112, n. 9, p. 3469–3481, 2008.
- REZENDE, A. V. **Diversidade, estrutura, dinâmica e prognose do crescimento de um cerrado sensu stricto submetido a diferentes distúrbios por desmatamento**. Tese de Doutorado. Curitiba: Universidade Federal do Paraná. 243p. 2002.
- RIBEIRO, A. G. O ciclo hidrológico em áreas cobertas pela floresta tropical. **Acta Amazonica**, v. 11, n. 2, p. 325–333, 1981.
- RICKLEFS, R. E. Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. **Biol. Skr.**, v. 55, p. 583–603, 2005.
- RODRIGUEZ, D. A.; TOMASELLA, J.; LINHARES, C. Is the forest conversion to pasture affecting the hydrological response of Amazonian catchments? Signals in the Ji-Paraná Basin. **Hydrological Processes**, p. n/a–n/a, 2010.
- RUOKOLAINEN, K.; VORMISTO, J. The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalists. **Basic and Applied Ecology**, v. 1, n. 2, p. 97–108, Jan. 2000.
- SALM, R. et al. Cross-scale determinants of palm species distribution. **Acta Amazonica**, v. 37, n. 1, p. 17–25, 2007.

- SANQUETTA, C.R.; BRENNNA, D.A.; ANGELO, H.; Mendes, J.B. 1996. Matriz de transição para simulação da dinâmica de florestas naturais sob diferentes intensidades de corte. **Ciência Florestal**. 6: 65-78.
- SANQUETTA, C.R.; BRENNNA, D.A.; ANGELO, H.; Mendes, J.B. 1996. Matriz de transição para simulação da dinâmica de florestas naturais sob diferentes intensidades de corte. **Ciência Florestal**. 6: 65-78.
- SCARIOT, A. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology*, v. 87, n. 1, p. 66–76, Jan. 1999.
- SCARIOT, A. O.; OLIVEIRA FILHO, A. T.; LLERAS, E. **Species richness, density and distribution of palms in an eastern amazonian seasonally flooded forest**. Principes, 1989.
- SESNIE, S. E. et al. Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *Biotropica*, v. 41, n. 1, p. 16–26, Jan. 2009.
- SHEIL, D., BURSLEM, D.F.R.P. e ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology** 83(2):331- 333, 1995.
- SHEIL, D.; MAY, R. M. Mortality and Recruitment Rate Evaluations in Heterogeneous Tropical Forests. **The Journal of Ecology**, v. 84, n. 1, p. 91, Fev. 1996.
- SHIMBO, J. Z. **Influência da heterogeneidade ambiental sobre comunidades e populações de palmeiras em florestas de terra firme na Amazônia Oriental**. Brasília: Universidade de Brasília, 2013.
- SHIN-ICHIRO AIBA; KANEHIRO KITAYAMA. Effects of the 1997–98 El Niño drought on rain forests of Mount Kinabalu, Borneo. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, n. 02, p. 215–230, 2002.
- SILVERTOWN, J. et al. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. **Nature**, v. 400, n. July, p. 61–63, 1 Jul. 1999.
- SOLLINS, P. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? **Ecology**, v. 79, n. 1, p. 23–30, Jan. 1998.
- SOMBOTO, D. A new species of *Bactris* (Palmae) from the Amazon region'. **Brittonia**, v. 46, n. June, p. 147–150, 1994.
- SOUSA, T. E. L. DE. **Distribuição de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais no Baixo Interflúvio Purus- Madeira**, Brasil. Dissertação (Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais) Manaus: Instituto Nacional de Pesquisa na Amazônia, INPA/UFAM, 2007.
- SOUSA, T. E. L. DE. **Dominância, distribuição e diversidade de palmeiras ao longo de gradientes ambientais na Amazônia**. 130p. Tese (Biologia – Ecologia) Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, 2013.
- SOUZA, V.C.; Lorenzi, H. 2012. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil**, baseado em APG III. 3ª ed., Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2012, 768p.
- SVENNING, J. C. The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, n. 12, p. 1529–1537, 1998.

- SVENNING, J.-C. et al. Topographic and spatial controls of palm species distributions in a montane rain forest, southern Ecuador. **Biodiversity and Conservation**, v. 18, n. 1, p. 219–228, 12 Jan. 2009.
- SVENNING, J.-C. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 1, p. 55–65, Jan. 1999.
- SVENNING, J.-C. No Title. **Australian Journal of Botany**, v. 48, n. 2, p. 167, 16 abr. 2000.
- SVENNING, J.-C. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (*Arecaceae*). **The Botanical Review**, v. 67, n. 1, p. 1–53, jan. 2001.
- TACONELI, C. A. **Árvores de classificação multivariadas fundamentadas em coeficientes de dissimilaridade e entropia**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 2008.
- TOLEDO, J. J. de. **Influência do solo e influência do solo e topografia sobre a mortalidade de árvores e decomposição de madeira em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central**. Tese (Programa de Pós-Graduação em Ecologia). Manaus: Instituto Nacional de Pesquisa na Amazônia, 2009.
- TOMASELLA, J. et al. Comparison of Two Techniques to Develop Pedotransfer Functions for Water Retention. *Soil Science Society of America Journal*, v. 67, n. 4, p. 1085, 2003.
- TOMASELLA, J.; HODNETT, M. G. Estimating soil water retention characteristics from limited data in Brazilian Amazonia. **Soil Science**, v. 163, n. 3, p. 190–202, Mar. 1998.
- TUOMISTO, H. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. **Science**, v. 299, n. 5604, p. 241–244, 10 Jan. 2003.
- TUOMISTO, H. et al. Dissecting Amazonian Biodiversity. **Science**, v. 269, n. 5220, p. 63–66, 7 Jul. 1995.
- TUOMISTO, H. et al. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 5, p. 743–756, Oct. 2003.
- TUOMISTO, H.; CÁRDENAS, G. Ecologica Riqueza y Distribución de Especies de Pteridofitas en la Zona del Rio Yavaria Peruana. **Biotropica**, v. 39, n. 5, p. 637–646, 2007.
- TUOMISTO, H.; POULSEN, A. D. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, n. 3, p. 383–396, Jun. 2000.
- TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 5, n. 1, p. 25–34, Fev. 1994.
- TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. **Science (New York)**, v. 299, n. 5604, p. 241–244, 2003.
- URIARTE, M. et al. Effects of land use history on hurricane damage and recovery in a neotropical forest. **Plant Ecology**, v. 174, p. 49–58, 2004.
- VALENTIM, J.L. **Ecologia Numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos**. Rio de Janeiro: Interciência, 2012.
- VORMISTO, J. et al. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. **Ecography**, v. 23, n. 3, p. 349–359, jun. 2000.

- VORMISTO, J. et al. Diversity and dominance in palm (*Arecaceae*) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. **J Ecology**, v. 92, n. 4, p. 577–588, 2004.
- VORMISTO, J.; TUOMISTO, H.; OKSANEN, J. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? **Journal of Vegetation Science**, v. 15, n. 4, p. 485, 2004.
- WANG, Y. (OPHELIA). Palm Community Structure and Land Cover Changes in the San Juan Biological Corridor, Costa Rica. **Biotropica**, v. 40, n. 1, p. 070924063552002–???, 18 Jul. 2007.
- WHITTAKER, R. **Community Structure and Composition**. Communities and Ecosystems, 1975.
- WIENS, J. A. Spatial Scaling in Ecology. **Functional Ecology**, v. 3, n. 4, p. 385, 1989.
- WILLIAMSON, G. B. et al. Amazonian Tree Mortality during the 1997 El Niño Drought. **Conservation Biology**, v. 14, n. 5, p. 1538–1542, 18 Oct. 2000.
- WITTMANN, F. et al. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 8, p. 1334–1347, Ago. 2006.
- WOOD, SIMON N. **Generalized Additive Models: an introduction with R**. Versión PDF creado con Acrobat. 2005.
- YASUHIRO, K.; HIROFUMI, M.; KIHACHIRO, K. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 2, p. 230–240, abr. 2004.
- ZALEWSKI, M.; JANAUER, G. A.; JOLÁNKAI, G. **Ecohydrology: A New Paradigm for the Sustainable Use of Aquatic Resources**. International Hydrological Programme, Conceptual Background, Working Hypothesis, Rationale and Scientific Guidelines for the Implementation of the IHP-V Projects 2.3/2.4, p. 58 p., 1997.
- ZUQUIM, G. D. E. P. S. **Diversidade beta da comunidade de pteridófitas de florestas de terra firme na Amazonia Central**. [s.n.t.].
- ZUQUIM, G. et al. Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 5, p. 1195–1207, 10 set. 2014.
- ZUQUIM, G.; COSTA, F. R. C.; PRADO, J. Redução de esforço amostral vs. retenção de informação em inventários de pteridófitas na Amazônia Central. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 3, p. 217–223, 2007.