

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**DISTRIBUIÇÃO, ABUNDÂNCIA E FENOLOGIA REPRODUTIVA
DE PALMEIRAS EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME DA
AMAZÔNIA CENTRAL**

STELA VALENTI RAUPP

Manaus-AM

Junho, 2010

STELA VALENTI RAUPP

**DISTRIBUIÇÃO, ABUNDÂNCIA E FENOLOGIA REPRODUTIVA
DE PALMEIRAS EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME DA
AMAZÔNIA CENTRAL**

ORIENTADOR: DR. RENATO CINTRA

Tese apresentada ao Programa de Pós
Graduação em Ecologia do Instituto
Nacional de Pesquisas da Amazônia
(INPA) como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutora em
Biologia (Ecologia).

Manaus-AM
Junho, 2010

Dedicatória

“A minha família, em especial a tia Lourdes que sempre apoiou meus estudos em vida e a força maior que permitiu que eu chegasse até o fim.”

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador pela paciência, dedicação e bom humor, contribuindo para a elaboração deste trabalho.

Agradeço a Fundação de Apoio a Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) pela Bolsa concedida e ao programa BECA do Instituto Internacional de Educação do Brasil (IIEB) pelo auxílio ao projeto de pesquisa.

A minha família por entenderem a importância de meu trabalho, justificando a minha ausência em datas especiais.

Aos meus amigos do “condomínio Maia”: André, Bruno, Maria, Daniel, Gabi, Daniela e Pimpão por agüentarem junto comigo o calor excessivo e o barulho da oficina e pelos momentos de descontração.

Às secretarias Beverli e Rose pelas conversas e soluções dos problemas a mim revelados.

A Cláudia Keller pelas dúvidas sempre esclarecidas.

A Ângela da biblioteca e todos os demais funcionários.

Aos meus auxiliares de campo, Flecha, Josias e Juruna sem os quais não teria como realizar a parte prática de meu trabalho.

Ao Ricardo pelo auxílio na demarcação das parcelas e primeiras idas a campo.

A todos os meus professores do curso de Ecologia com os quais me esforcei para compreender como a natureza funciona.

Ao meu namorado Israel que me apoiou nos momentos finais e mais difíceis de elaboração desta tese.

As minhas amigas Andréia, Milene, Jaqueline e Rebecca pelos momentos de descontração e pelos conselhos.

Aos pesquisadores do CPBA, Climéia, Bárbara, Pedro, Assad e Paula pelo tempo que compartilhamos juntos.

Á Karl Morner, por ter descoberto o paracetamol, que me ajudou durante minhas crises de enxaquecas em campo.

E acima de tudo agradeço a energia inexplicável que fez com que tivesse paciência nos momentos mais incontrolláveis de minhas emoções.

RESUMO

As palmeiras são amplamente distribuídas em florestas tropicais úmidas e possuem grande importância ecológica e econômica. A heterogeneidade natural das florestas proporciona uma grande variedade de micro-ambientes que podem refletir os nichos das espécies. Este estudo mostrou como um grupo de nove espécies de palmeiras é influenciado por variações nos componentes de estrutura de uma floresta de terra firme na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas. As espécies foram *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer., *A. maripa* Mart., *Euterpe precatoria* Mart., *Geonoma aspidiifolia* Spruce, *Iriartella setigera* (Mart.) H.Wendl., *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. bataua* Mart., *O. minor* Mart. e *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. Foram registradas todas as plântulas e adultos dessas palmeiras em 40 parcelas de 50 × 50 m distribuídas aleatoriamente em 12 km². Nas parcelas também foram coletados dados de abertura do dossel da floresta, profundidade de folhiço, abundância de troncos mortos no chão, altitude, distância da parcela ao igarapé mais próximo, abundância de indivíduos arbóreos com DAP ≥ 10 cm. Foi observado também o comportamento reprodutivo das palmeiras bimensalmente entre agosto de 2007 a outubro de 2008. Os dados de ocorrência e abundância de plântulas e adultos foram usados como variáveis dependentes em modelos de regressão múltiplas para avaliar o efeito da heterogeneidade da floresta. Os vetores resultantes da análise multivariada de ordenação do tipo escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) foram utilizados em modelos para avaliar como a composição de nove espécies de palmeiras florindo e frutificando foram influenciadas pela heterogeneidade da floresta. Plântulas de *Oenocarpus bacaba* e *O. minor* foram encontradas em maior abundância em áreas mais sombreadas da floresta. Maior abundância de plântulas de *Oenocarpus minor* e *O. bacaba* foi registrada em áreas com menor abundância de troncos mortos no chão. A abundância total das plântulas foi maior em áreas com maior abundância de árvores (não palmeiras). Quanto ao comportamento reprodutivo, indivíduos de *A. attaleoides* florindo foram encontrados em maior abundância em áreas mais altas e com maior abundância de troncos mortos no chão. Indivíduos de *I. setigera* florindo foram mais abundantes em áreas com maior profundidade de folhiço. Os resultados indicam que a ocorrência, abundância e comportamento reprodutivo de palmeiras na Amazônia central são influenciados por variações na distribuição espacial dos componentes estruturais da floresta.

Palavras-chave: Palmeiras, Amazônia Central, Floresta de terra firme, heterogeneidade florestal.

ABSTRACT

Palms are widely distributed in tropical rain forests and have great ecological and economical importance. The natural heterogeneity of forests produce a great variety of micro-environments that can reflect the niches of species. In this study we showed that a group of nine palms is influenced by the variation of the structural components of a well-drained (Terra firme) forest at Ducke Reserve, Manaus. The species were *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) Wess. Boer., *A. maripa* Mart., *Euterpe precatoria* Mart., *Geonoma aspidiifolia* Spruce, *Iriartella setigera* (Mart.) H.Wendl., *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. bataua* Mart., *O. minor* Mart., and *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. We recorded all the seedlings and adults of these palms in 40 plots of 50 x 50 m randomly distributed in 12 km². In the same plots we also registered forest canopy opening, leaf litter depth, logs on the ground, altitude, plot's distance from the nearest stream (Igarapé), number of forest trees (not palms) with DBH between 10 and 30 cm and with DBH above 30cm. The palms' reproductive behaviour was also observed, at every other two months, from August/2007 to October/2008. Abundance data of seedlings and adults of flowering and fruiting trees were used as dependent variables in statistical models to evaluate relationships with changes in the forest heterogeneity. Vectors resulting from the non-metric multidimensional scaling ordination (NMDS) were used in models to evaluate how changes in composition of the nine species of flowering and fruiting palms were influenced by changes in the forest heterogeneity. Seedlings of *Oenocarpus bacaba* and *O. minor* were more abundant in shaded areas of the forest. Seedlings of *Oenocarpus minor* and *O. bacaba* were more abundant in areas with minor amount of logs on the ground. Total abundance of seedlings was higher in areas with increased abundance of trees. Considering the reproductive behavior, higher abundances of flowering individuals of *Attalea attaleoides* were found in more elevated areas and areas with increased abundance of logs while flowering of *Iriartella setigera* were more abundant in areas with higher leaf litter depth. The results indicate that the distribution, abundance and reproductive behavior of palms in Central Amazonia are influenced by the landscape which is produced by changes in the spatial distribution of the structural components of the forest.

Key-words: Palms, Central Amazon, "Terra firme" forest, forest heterogeneity.

SUMÁRIO

Ficha catalográfica.....	ii
Sinopse.....	ii
Dedicatória.....	iii
Agradecimentos.....	iv
Resumo.....	v
General abstract.....	vi
Sumário.....	vii
Lista de tabelas.....	ix
Lista de figuras.....	xi
Lista de apêndices.....	xii
Introdução Geral.....	13
Objetivo geral.....	15
Objetivos específicos.....	15
Capítulo 1. Influência da heterogeneidade da floresta de terra firme em populações de palmeiras na Amazônia Central	
Resumo.....	16
Abstract.....	16
Introdução.....	17
Material e Métodos.....	19
Área de estudo.....	19
Coleta de dados.....	19
Adultos.....	19
Plântulas.....	20
Registros de componentes da estrutura da floresta e da paisagem.....	21
Análises estatísticas.....	23
Resultados.....	25
Análise de autocorrelação espacial do grupo de espécies de palmeiras entre as áreas na floresta.....	25
Correlação entre os componentes de estrutura da floresta.....	25

Relação entre distribuição e abundância e a variação nos componentes de estrutura da floresta	26
Relação entre distribuição e abundância e a variação nos componentes de estrutura da paisagem.....	27
Efeito dos componentes da estrutura de floresta e da paisagem na riqueza e abundância das nove espécies de palmeiras.....	27
Discussão.....	28
Agradecimentos.....	32
Capítulo 2. A influência da heterogeneidade da floresta e variáveis climáticas no comportamento reprodutivo de espécies de palmeiras na Amazônia central	
Resumo.....	45
Abstract.....	45
Introdução.....	46
Material e métodos.....	49
Área de estudo.....	49
Coleta de dados.....	50
Registros de componentes de estrutura da floresta.....	51
Análises estatísticas.....	53
Resultados.....	55
Correlação entre os componentes de estrutura da floresta.....	55
Análise de autocorrelação espacial do grupo de espécies de palmeiras entre as áreas na floresta.....	56
Padrão de floração e frutificação das nove espécies de palmeiras.....	56
Relação entre a variação espacial da heterogeneidade ambiental da floresta e a abundância de palmeiras florindo e frutificando.....	57
Relação entre precipitação e temperatura com a abundância das diferentes fenofases.....	57
Discussão.....	57
Agradecimentos.....	61
Conclusões Gerais.....	71
Referências Bibliográficas.....	72

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1. Influência da heterogeneidade da floresta de terra firme em populações de palmeiras na Amazônia Central

Tabela 1. Densidade observada (10 ha), densidade estimada (1 ha), densidade máxima por parcela (0,25 ha) e frequência (número de parcelas em que as espécies ocorreram) de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras encontrados na Reserva Florestal Adolpho Ducke.....	33
Tabela 2. Resultado do teste de randomização de Mantel para verificar auto correlação espacial dos componentes de estrutura da floresta e da paisagem em relação às distâncias geográficas nas 40 parcelas da Reserva Ducke, Amazônia Central.....	33
Tabela 3. Matriz de Correlação de Pearson para os componentes de estrutura da floresta.....	33
Tabela 4. Resultados das regressões múltiplas usadas para avaliar mudanças espaciais na abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à influência da heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 1).	34
Tabela 5. Resultados das regressões múltiplas usadas para avaliar mudanças espaciais na abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 2).....	35
Tabela 6. Resultados das regressões múltiplas da ocorrência de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 1).....	36
Tabela 7. Resultados das regressões múltiplas da ocorrência de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 2).....	37
Tabela 8. Resultados das regressões múltiplas da riqueza e abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 1).....	38

Tabela 9. Resultados das regressões múltiplas da riqueza e abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 2).....	38
--	----

Capítulo 2. A influência da heterogeneidade da floresta e variáveis climáticas no comportamento reprodutivo de espécies de palmeiras na Amazônia Central

Tabela 1. Matriz de Correlação de Pearson para os componentes de estrutura da floresta e paisagem.....	62
---	----

Tabela 2. Resultado do teste de randomização de Mantel para verificar auto correlação espacial dos componentes de estrutura da floresta e da paisagem em relação às distâncias geográficas nas 40 parcelas da Reserva Ducke, Amazônia Central.....	62
---	----

Tabela 3. Resultados das regressões múltiplas usadas para avaliar a influências de componentes de estrutura da floresta e da paisagem na abundância de indivíduos de palmeiras em floração e frutificação de palmeiras. (Modelo 1).	63
---	----

Tabela 4. Resultados das regressões múltiplas usadas para avaliar a influências de componentes de estrutura da floresta e da paisagem na abundância de indivíduos de palmeiras em floração e frutificação de palmeiras. (Modelo 2).....	64
--	----

Tabela 5 Resultado das regressões múltiplas entre a composição qualitativa e quantitativa (representadas pelos eixos NMDS) do grupo das 9 espécies de palmeiras florindo e frutificando em relação aos componentes estruturais da floresta na Reserva Ducke (Modelo 1).....	65
--	----

Tabela 6. Resultado das regressões múltiplas entre a composição qualitativa e quantitativa (representadas pelos eixos NMDS) do grupo das 9 espécies de palmeiras florindo e frutificando em relação aos componentes estruturais da floresta na Reserva Ducke(Modelo 2).....	65
--	----

Tabela 7. Correlação de Spearman entre as espécies de palmeiras florindo e frutificando e as variações na temperatura e precipitação na Reserva Ducke.....	66
---	----

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1. Influência da heterogeneidade da floresta de terra firme em populações de palmeiras na Amazônia Central

- Figura 1.** Localização das parcelas e subparcelas na grade da Reserva Florestal Adolpho Ducke.....39
- Figura 2.** Distribuição das plântulas e adultos das nove espécies de palmeiras nas 40 parcelas na Reserva Florestal Adolfo Ducke.....40
- Figura 3.** Relação entre a abundância de plântulas e adultos de palmeiras com os componentes de estrutura da floresta (profundidade de folhiço, abertura de dossel, abundância de troncos mortos e de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm.).....41
- Figura 4.** Relação entre a abundância de plântulas e adultos de palmeiras com os componentes estruturais da paisagem (proximidade de igarapé e altitude).....42

Capítulo 2. A influência da heterogeneidade da floresta e variáveis climáticas no comportamento reprodutivo de espécies de palmeiras na Amazônia Central.

- Figura 1.** Localização das parcelas na grade da Reserva Florestal Adolpho Ducke.....67
- Figura 2.** . Proporção das fenofases durante os diferentes períodos do ano para todos os indivíduos das nove espécies de palmeiras, em floresta de terra firme na Amazônia Central.....68
- Figura 3.** Proporção do número total de indivíduos das nove espécies de palmeiras florindo ou frutificando em relação à temperatura e precipitação média mensal, em floresta de terra firme na Amazônia Central.....69
- Figura 4.** Parciais das regressões múltiplas mostrando a relação entre a composição quantitativa de nove espécies de palmeiras frutificando (a,b) e florindo (c) (representada pelo eixo NMDS) e a altitude do terreno e distância do igarapé mais próximo em floresta de terra firme na Amazônia Central.....70

LISTA DE APÊNDICES

Apêndice 1. Valores do fator de inflação (nível de multicolinearidade) da variância das variáveis preditivas.....	43
Apêndice 2. Lista com a localização das 40 parcelas na Reserva Ducke e os respectivos dados dos componentes de estrutura da floresta e da paisagem.....	43

INTRODUÇÃO GERAL

A questão central em ecologia de comunidades na região tropical consiste em entender como os fatores ambientais e ecológicos influenciam o grande número de espécies de plantas capazes de coexistir, competindo por água, nutrientes minerais e luz (Wright 2002). Muitas teorias foram elaboradas para tentar explicar como esta alta diversidade é mantida. A coexistência entre as espécies pode ser atribuída ao fato de ocuparem nichos ecológicos distintos, utilizando, portanto, diferentes recursos para o seu desenvolvimento (Grubb 1977). Neste contexto, a existência de uma grande heterogeneidade em florestas tropicais, produzida pela variação espacial em seus vários componentes estruturais (abertura de dossel, profundidade de folhíço, abundância de troncos mortos no chão, entre outros) e da paisagem (proximidade de igarapé, altitude) proporciona uma grande variedade de nichos ecológicos. Estes produzem uma infinidade de gradientes ambientais e ecológicos influenciando no estabelecimento das espécies, resultando em padrões determinados de distribuição e abundância de plantas (Grubb 1977, Svenning 2001b).

A existência de grande variação espacial nas florestas tropicais também pode influenciar a produção de flores e frutos. Por exemplo, variações na distribuição espacial dos componentes de estrutura da floresta, com grandes diferenças entre áreas, podem contribuir para criar micro-ambientes com diferenças na disponibilidade de recursos (nutrientes, luminosidade, entre outros) necessários para a produção de novos órgãos reprodutivos (Svenning 2001a).

Estudos sobre o comportamento reprodutivo de plantas são essenciais para melhor compreensão dos fatores que influenciam a dinâmica de populações e comunidades vegetais, pois os períodos de floração e frutificação são importantes na dispersão e estabelecimento de sementes, garantindo a perpetuação da espécie (Gómez 1993, Svenning 2001a).

As palmeiras são um dos mais abundantes e diversos grupos de plantas nas florestas tropicais de terra firme (Lima-Filho *et al.* 2002) com mais de 500 espécies apenas na América e, pela forma e arquitetura, uma das famílias mais características da flora tropical (Henderson *et al.* 1995, Ribeiro *et al.* 1999). Das seis espécies de árvores mais abundantes na Floresta Amazônica, quatro são palmeiras (*Euterpe oleracea*,

Oenocarpus bataua, *Mauritia flexuosa* e *Orbignya phalerata*), cujas populações naturais são consideradas espécies-chaves para vertebrados frugívoros (aves e mamíferos), por produzirem frutos durante todo o ano, principalmente em períodos críticos de maior escassez de alimento (Terborgh 1985, Henderson & Scariot 1993).

Florestas tropicais apresentam uma variação vertical ao longo dos estratos vegetais, sendo que as palmeiras podem ser encontradas tanto no dossel (com mais de 8m de altura), como no sub-bosque (espécies acaules e de menor porte). (Costa *et al.* 2008). Estes estratos possuem diferenças em composição de espécies, relações competitivas, restrições ambientais e perturbações antrópicas ou naturais (Souza & Souza 2004). A disponibilidade de luz, flutuações da umidade relativa do ar e da temperatura e velocidade do vento são notavelmente maiores no dossel do que no sub-bosque (Basset *et al.* 2003).

Para compreender melhor a influência da heterogeneidade da floresta na distribuição, abundância e comportamento reprodutivo de nove espécies de palmeiras, na floresta de terra firme, o presente estudo foi dividido em dois capítulos com os seguintes objetivos específicos: 1) Avaliar a influência de variações espaciais nos componentes de estrutura da floresta e da paisagem na distribuição e abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras de dossel e sub-bosque na Amazônia central (Capítulo 1); 2) Verificar como as variações espaciais nos componentes de estrutura da floresta e da paisagem e fatores climáticos influenciam no comportamento reprodutivo de nove espécies de palmeiras de dossel e sub-bosque na Amazônia Central (Capítulo 2).

OBJETIVO GERAL

Avaliar a influência da heterogeneidade da floresta na distribuição, abundância e comportamento fenológico de nove espécies de palmeiras na Amazônia Central.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1- Avaliar os efeitos da variação dos componentes de estrutura da floresta e da paisagem sobre a abundância de plântulas e adultos das nove espécies de palmeiras de dossel e sub-bosque.
- 2- Verificar os efeitos da variação dos componentes de estrutura da floresta e da paisagem na abundância e composição de nove espécies de palmeiras florindo e frutificando.
- 3- Relacionar o comportamento fenológico das nove espécies de palmeiras com precipitação e temperatura.

Capítulo 1. Influência da heterogeneidade da floresta de terra firme em populações de palmeiras na Amazônia Central

Stela Valenti RAUPP¹, Renato CINTRA^{1,2}

1. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Pesquisas em Ecologia, Av. André Araújo 2936, CP 478, CEP 69011-970, Manaus, AM. stelaraupp@gmail.com. 2. cintra@inpa.gov.br

RESUMO

As palmeiras são um dos mais abundantes e diversos grupos de plantas de florestas tropicais e a ecologia de muitas espécies não é conhecida. Neste estudo constatou-se que a abundância e distribuição de nove espécies de palmeiras são influenciadas pela heterogeneidade da floresta (variações nos componentes de estrutura de floresta e paisagem) na Amazônia central. Foram registradas todas as plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras (*Attalea attaleoides*, *A. maripa*, *Euterpe precatória*, *Geonoma aspidiifolia*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua*, *O. minor* e *Socratea exorrhiza*) em 40 parcelas (50 × 50 m), distribuídas ao acaso em 12 km². Nas mesmas parcelas também foram registrados sete componentes de estrutura da floresta. Os dados de ocorrência e abundância de plântulas e adultos foram usados como variáveis dependentes em modelos de regressão múltiplas para avaliar o efeito da heterogeneidade da floresta e da paisagem. Foram registradas 2.522 plântulas e 1.141 adultos de palmeiras. Plântulas de *Attalea attaleoides* e adultos de *Oenocarpus bacaba* e *O. minor* foram mais freqüentes em áreas mais distantes de igarapés. Plântulas de *O. bacaba* e *O. minor* foram mais abundantes em áreas mais sombreadas e com menor abundância de troncos mortos no chão. A riqueza de palmeiras adultas e a abundância de plântulas diminuíram com o aumento na abundância de árvores de outras espécies. Os resultados sugerem que a variação espacial em componentes de estrutura da floresta e da paisagem são importantes determinantes da ocorrência e abundância de espécies de palmeiras na Amazônia Central.

Palavras-chave: Palmeiras, Distribuição, Amazônia Central, Floresta de terra firme.

Influence of the forest heterogeneity on palm populations in Central Amazonia

ABSTRACT

Palms are one of the most abundant and diverse group of plants in tropical rainforest, and the ecology of most species is poorly known. In this study, we showed that nine palms species are influenced by forest heterogeneity (variations in the structural components of the forest and landscape), in Central Amazonia. All seedlings and adults of nine palms species were recorded (*Attalea attaleoides*, *A. maripa*, *Euterpe precatória*, *Geonoma aspidiifolia*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua*, *O. minor* e *Socratea exorrhiza*) in 40 plots (50 x 50m), distributed over an area of 12 km². Within each plot we also collected data on seven forest structure variables. A total of 2,522 seedlings and 1,141 adults palms were recorded. The abundance and occurrence of seedlings and adults palms were used as dependent variables in multiple linear statistical models, to evaluate the effects of forest heterogeneity on them. *Attalea attaleoides* seedlings and *Oenocarpus bacaba* and *O. minor* adults were more abundant further from streams. Seedlings of *Oenocarpus bacaba* and *O. minor* were more abundant in shadier understory areas and in areas with lower abundance of logs. The results suggest that the spatial variation in structural components of the forest and landscape can be an important predictor of occurrence and abundance of palms species in Central Amazonia.

Key-words: Palms, Distribution, Central Amazon, "Terra firme" forest.

INTRODUÇÃO

A floresta tropical é conhecida por possuir uma grande diversidade, podendo apresentar acima de 300 espécies arbóreas em apenas um hectare (Gentry 1988). Muitas hipóteses foram elaboradas para tentar explicar como esta grande diversidade é mantida, tentando demonstrar como os fatores ecológicos e ambientais influenciam o número de espécies de plantas arbóreas (Wright 2002). Uma teoria bastante difundida é a de que a coexistência entre as espécies é atribuída ao fato destas ocuparem nichos ecológicos distintos, utilizando, portanto, diferentes recursos para o seu desenvolvimento (Grubb 1977, Svenning 1999). Dentro deste contexto, Harper *et al.* (1961) propuseram o termo “safe sites” para descrever ambientes favoráveis a germinação e estabelecimento de plântulas, representando o nicho regenerativo de uma determinada espécie, ou seja, a chance de sucesso da substituição por um adulto maduro da mesma espécie, pode ser um fator importante no recrutamento e estabelecimento das populações (Grubb 1977).

A existência de uma grande heterogeneidade em florestas tropicais, produzida pela variação espacial em seus vários componentes de estrutura (i.e. densidade de árvores, biomassa de folheto, abertura de dossel e presença de corpos d’água) é crucial para manter a alta diversidade de espécies, por proporcionar uma grande variedade de nichos ecológicos que produzem uma infinidade de gradientes ambientais e ecológicos (Grubb 1977, Ricklefs 1976, Svenning 2001b). Conseqüentemente, existem locais mais favoráveis que outros para o sucesso no estabelecimento das espécies, resultando em padrões determinados de distribuição e abundância de plantas (Svenning 2001a, Cintra *et al.* 2005).

As palmeiras são um dos mais abundantes e diversos grupos de plantas nas florestas tropicais (Lima-Filho *et al.* 2002) e, pela forma e aspecto, uma das famílias mais características da flora tropical (Ribeiro *et al.* 1999). São encontradas em todos os estratos da floresta, em todos os tipos de relevo, e exibem uma enorme variedade de formas de crescimento (Kahn e Castro 1985). As palmeiras são dominantes na Floresta Amazônica, e as populações naturais são consideradas espécies-chaves para vertebrados frugívoros (aves e mamíferos) por produzirem frutos durante todo o ano, principalmente em períodos críticos de maior escassez (Terborgh 1985, Henderson & Scariot 1993).

Florestas tropicais apresentam uma variação vertical ao longo dos estratos vegetais, sendo que as palmeiras podem ser encontradas tanto no dossel (com mais de 8

m de altura), como no sub-bosque (espécies acaules e de menor porte). (Costa *et al.* 2008). Estes estratos possuem diferenças em composição de espécies, relações competitivas, restrições ambientais e perturbações antrópicas ou naturais (Souza & Souza 2004). A disponibilidade de luz, flutuações da umidade relativa do ar e da temperatura e velocidade do vento são notavelmente maiores no dossel do que no sub-bosque (Basset *et al.* 2003).

Na Amazônia central, foi mostrado que a abundância de indivíduos de uma comunidade de palmeiras diminuiu com o aumento na quantidade de folhiço e aumentou com o aumento na abertura de dossel da floresta (Cintra *et al.* 2005). Na mesma área, avaliando a distribuição de indivíduos adultos de palmeiras em relação à topografia, foram encontrados indivíduos de *Oenocarpus bacaba* em maior abundância nas áreas de maior altitude (platô) e *O. bataua* em áreas mais baixas próximas a cursos d'água (baixio) (Rodrigues 2004).

A maioria dos estudos realizados anteriormente com palmeiras na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) avaliou a influência dos componentes estruturais de floresta e da paisagem somente em indivíduos adultos ou misturando plantas de várias idades, jovens e adultos (Costa *et al.* 2008). Neste estudo ampliamos o número de espécies e consideramos também o estágio de plântula, visto a importância da dinâmica destas para a compreensão dos processos de regeneração natural e distribuição espacial das palmeiras.

Este trabalho tem os seguintes objetivos: 1) verificar a influência da heterogeneidade da floresta (variação espacial nos componentes de estrutura e da paisagem) na distribuição e abundância de espécies de plântulas e adultos de palmeiras de dossel e sub-bosque na floresta de terra firme, 2) verificar como a riqueza de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras é influenciada pelas variações espaciais nos componentes estruturais da floresta e da paisagem.

Assim foram testadas as seguintes hipóteses 1) a heterogeneidade da floresta tropical, produzida pela variação espacial de seus componentes de estrutura, influencia a distribuição e abundância de palmeiras; 2) espécies de palmeiras de dossel e sub-bosque apresentam respostas diferentes a variação de componentes de estrutura da floresta.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke (02°55'S, 59°59'W) em uma floresta de terra firme, a qual não é sazonalmente inundada pela cheia dos rios, apresenta dossel fechado de 30 a 37m de altura e o sub-bosque com abundância de palmeiras acaules (Ribeiro *et al.* 1999). O clima da área é do tipo Afi, de acordo com a classificação de Köppen: A - Clima tropical praticamente sem inverno, a temperatura média para o mês mais frio nunca é inferior a 18 °C; *f* - Chuvas durante todo o ano; *i* - indica isotermia, ou seja, as oscilações anuais de temperatura média não chegam a 5 °C (Ribeiro 1976).

Existe na RFAD um divisor de águas (um platô atravessando o centro da reserva no sentido norte-sul) que separa as duas bacias hidrográficas. A leste, a bacia é formada pelas microbacias dos igarapés Tinga, Uberê e Ipiranga que drenam suas águas para o rio Amazonas (água barrenta); enquanto que para o oeste, os igarapés Barro Branco, Acará e Bolívia drenam para o rio Negro (água preta). Estudos anteriores mostram que existem espécies restritas a uma ou outra drenagem (Oliveira *et al.* 2008).

A RFAD tem um sistema regular de 18 trilhas, no qual cada trilha tem 9 km de extensão no sentido norte-sul e 9 Km no leste-oeste, sendo separadas entre si por 1 km de distância e formando uma grande grade cobrindo uma área de 64 km². Para realizar o estudo foi usado somente parte do sistema de trilhas que cobre uma área de 12 km², a microbacia do igarapé do Acará, localizada na parte noroeste da reserva, para separar a priori a possível influência que as cinco diferentes microbacias hidrográficas podem ter na distribuição e abundância das palmeiras.

COLETA DE DADOS

ADULTOS

Foram considerados adultos de nove espécies de palmeiras de sub-bosque (*Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) W. Boer, *A. microcarpa* Mart., *Geonoma aspidiifolia*, Spruce *Oenocarpus minor* Mart.) e de dossel (*Euterpe precatoria* Mart., *Iriartella setigera* (Mart.) H. Wendl., *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. bataua* Mart., *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.). Foram incluídas de dossel as palmeiras com mais de 8 m de altura,

sendo as outras consideradas como de sub-bosque (Costa *et al.* 2008). A coleta dos dados foi realizada em 40 parcelas de 50 x 50 m, sendo que cada parcela foi considerada uma unidade amostral (Figura 1). Para ter maior independência entre as observações as parcelas foram sorteadas, mantendo a distância mínima de 200 m entre si. A demarcação dos limites das parcelas foi feita com fitas utilizando trenas de 50 m e bússola.

Em cada uma das parcelas foram registrados todos os indivíduos das nove espécies de palmeiras, identificados de acordo com Ribeiro *et al.* (1999). Foram considerados adultos os indivíduos com sinais evidentes de atividade reprodutiva recente ou remota (ex., presença e/ou restos de inflorescências ou de cicatriz do racemo de frutos). Em espécies que formam touceiras (*Geonoma aspidiifolia* e *Oenocarpus minor*) um ou mais estipes foram considerados como um único indivíduo.

PLÂNTULAS

O levantamento das plântulas de palmeiras foi realizado em duas sub-parcelas (consideradas como uma unidade amostral para análise da assembléia de plântulas) de 50 X 2 m, distantes 20 metros entre si, localizadas dentro de cada uma das 40 parcelas de 50 x 50 m demarcadas para o levantamento de adultos (Figura 1).

Visto que a presença de estruturas embrionárias e nutrição dependente da semente caracterizam o estágio plântula (Gatsuk *et al.* 1980), e que estudos em casa de vegetação com palmeiras indicaram que a estrutura de ligação entre a plântula e a semente se deteriora por ocasião da produção do segundo eófilo (Bernarcci *et al.* 2008), consideramos plântula todos os indivíduos com até dois eófilos totalmente formados.

A coleta de dados foi realizada no final da estação chuvosa, nesse período ocorre a germinação das sementes e estabelecimento de plântulas da maioria das espécies tropicais (Blain & Kellman 1991). Escolhemos este período com o intuito de adquirir dados do número máximo de plântulas, juntando plântulas novas e antigas. Notamos aqui a importância no levantamento de plântulas mais antigas, pois o sucesso no estabelecimento é uma resposta a adaptação das mesmas ao nicho ocupado. Mesmo que o fato de estarem a mais tempo no local indique um crescimento lento, o que queremos avaliar é a sobrevivência da plântula no ambiente. Existem plântulas funcionais na

floresta, ou aquelas que podem estar ali a 5-10 anos e perdendo uma folha por ano para herbivoria. Essas plântulas continuam presentes e ainda com o aspecto de plântula além de ocupar espaço e ter a mesma função que uma plântula do ano.

REGISTROS DE COMPONENTES DE ESTRUTURA DA FLORESTA E DA PAISAGEM

Os componentes de estrutura da floresta e da paisagem foram registrados nas 40 parcelas de 50 x 50 m utilizadas para o levantamento de dados de plântulas e adultos.

A abertura do dossel da floresta foi estimada utilizando um densiômetro esférico côncavo (Modelo C-Robert E. Lemonn, Forest Densiometers, OK, USA). Em cada parcela foram realizados, com o equipamento posicionado horizontalmente, quatro registros (norte, sul, leste e oeste), em cinco pontos, um ponto no centro e quatro a 5 m na diagonal interna de cada vértice das parcelas. Cada registro foi multiplicado por 1,4 para correção, como recomendado no manual do equipamento. A proporção de abertura de dossel em cada parcela nas análises estatísticas foi representada pela média dos 20 registros. Queremos observar aqui se a distribuição das plântulas do sub-bosque é influenciada pela barreira de sombreamento oferecida por espécies do dossel que diminuem drasticamente a intensidade luminosa nas plântulas no chão da floresta (Grubb 1977; Svenning, 2001b). Também queremos verificar como é a distribuição e abundância, em ambientes com diferentes gradientes de luminosidade, de palmeiras adultas do dossel e do sub-bosque. Estudos em floresta tropical úmida relatam que palmeiras são adaptadas fisiologicamente e anatomicamente para as condições de luminosidade do ambiente, sendo que a tolerância em ambientes com menos luminosidade é inversamente proporcional à maturação da planta (Svenning 2001b).

A profundidade do folhiço foi registrada em dezembro de 2007, com o auxílio de uma vareta pontiaguda de madeira com aproximadamente 30 cm de comprimento. O número de folhas atravessadas pela vareta correspondeu à profundidade de folhiço. Os registros foram feitos a cada 2 m em duas sub-parcelas de 50 X 2 m, em todas as parcelas de 50 x 50 m (Figura 1). Para as análises estatísticas foi usada a média dos 50 registros de profundidade de folhiço das duas subparcelas de 50 x 2 m. A dinâmica da liteira é claramente sazonal com maior queda na estação seca, sendo mais visível na floresta de platô, a floresta de baixio, embora com produção relativamente alta no

período seco, apresenta uma distribuição pouco variável na queda de liteira (Luizão & Schubart 1986, Luizão 1989). Escolhemos o início do período chuvoso para realizar as medidas de profundidade de folhiço, o objetivo foi coletar dados de maior profundidade de folhiço nas parcelas, antes que fosse acelerada a deterioração no período chuvoso. Pretendemos analisar a influência do folhiço na distribuição e abundância de plântulas, pois o folhiço pode favorecer o desenvolvimento de sementes, protegendo-as de predadores e aumentando a disponibilidade de nutrientes, ou prejudica-las, reduzindo a intensidade luminosa e formando uma barreira física para a germinação (Svenning 2001b, Molofsky & Augspurger, 1992, Cintra 1997).

Dentro das parcelas foram contados, por observação direta, todos os troncos mortos caídos no chão da floresta, com comprimento mínimo de 1 m e diâmetro ≥ 30 cm. O número total de troncos caídos registrados para cada parcela foi usado como abundância nas análises estatísticas. Em locais próximos aos troncos a abundância de sementes e plântulas de palmeiras tem sido demonstrada ser maior porque roedores usam esses locais como referência para enterrar as sementes para depois poder encontrá-las nos períodos de escassez de alimento (Kiltie 1981, Cintra 1998). Esta relação é esperada principalmente para espécies de sub-bosque, com sementes grandes que têm os roedores estocadores como dispersores primários (Andreazzi *et al.* 2009). A distribuição e abundância de plântulas de espécies de dossel, provavelmente, não serão influenciadas pela proximidade de troncos mortos no chão, pois a dispersão primária é feita principalmente por pássaros e primatas, sendo os roedores dispersores secundários (Jordano *et al.*, 2006).

Em cada parcela foram amostradas todas as árvores com DAP ≥ 10 cm. Nas análises foram consideradas duas classes de tamanho, 10 a 29,99 cm e ≥ 30 cm. Separamos aqui estas duas classes de tamanho para verificar se existem respostas diferentes para as palmeiras de dossel e sub-bosque. Árvores maiores provavelmente terão mais efeito na distribuição e abundância de palmeiras adultas de dossel por competirem por luz e nutrientes e no estabelecimento de plântulas, pois podem causar danos pela queda das folhas e galhos (Svenning 2001b). A abundância de árvores menores pode influenciar na abundância de adultos de espécies de sub-bosque competindo por espaço e nutrientes (Svenning 2002). O número total de árvores registradas para cada parcela foi usado como abundância nas análises estatísticas.

Os dados de altitude foram disponibilizados pelo Projeto Integrado de Pesquisas da Reserva Ducke (PELD - CNPq), registrados a cada 100 m ao longo das 18 trilhas de 9 km, obtidos por uma equipe de topógrafos, usando teodolito e bússola. Para análises estatísticas foram utilizados os valores registrados para a cota altimétrica da trilha no ponto de localização de cada parcela. Na Amazônia central as propriedades do solo coincidem com a altitude, nos platôs os solos são argilosos (latossolo amarelo-álico), compostos por sedimentos mais antigos, enquanto que nos baixios os solos são arenosos (podzóis e areias quartzosas) (Ribeiro *et al.* 1999). Queremos verificar se a distribuição de algumas espécies de palmeiras está relacionada com características do solo e da estrutura da floresta nestes dois ambientes (platô e baixio).

A distância do início de cada parcela ao igarapé mais próximo foi medida com auxílio de ferramenta de Sistema de Informações Geográficas (Global Mapper v.6), a partir de arquivos vetoriais das parcelas permanentes do PPBio e da rede de drenagem digitalizada da Reserva Ducke (disponibilizado pelo SIGLAB- laboratório de sistemas em informações geográficas). É conhecido que a proximidade de ambientes aquáticos pode favorecer o desenvolvimento de espécies adaptadas, encontradas nesses locais no estágio adulto (Piedade *et al.* 2003). O que queremos testar é se espécies não adaptadas a este ambiente estariam presentes no estágio de plântula.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Usando matriz de correlação de Pearson foi realizada análise com todas as variáveis independentes (componentes estruturais da floresta e da paisagem) para verificar quais estariam correlacionadas significativamente (ver tabela abaixo). A matriz de probabilidade de Bonferoni foi usada para avaliar o nível de significância das correlações.

Após verificar as significâncias das correlações entre as variáveis independentes incluímos juntas em um mesmo modelo somente aquelas que não apresentavam correlações significativas. Portanto, precisamos separar dois grupos de variáveis independentes e usar dois modelos para ocorrência e dois modelos para abundância de cada espécie de palmeira. Os modelos utilizados usando a ocorrência (presença/ausência) de cada espécie de palmeira como variáveis dependentes em relação aos componentes de heterogeneidade da floresta e da paisagem, foram: MODELO 1=

constante + abundância de árvores (não palmeiras) com $DAP \geq 30$ cm + abundância de troncos mortos + abertura de dossel + altitude; e o MODELO 2 = constante + abundância de árvores (não palmeiras) com DAP entre 10 e 29,9 cm + profundidade de folhiço + distância do igarapé mais próximo.

Porque as variáveis dependentes para a ocorrência são categóricas (1= presença, 0= ausência) para esses dois modelos foram usadas análises de regressões múltiplas logísticas. Os mesmos modelos (1) e (2) foram também utilizados, usando a abundância de cada espécie de palmeira como variáveis dependentes em relação aos componentes de heterogeneidade da floresta e da paisagem, dessa vez foram usadas análises de regressões múltiplas lineares. Por último, os mesmos modelos (1) e (2) foram também usados em quatro análises de regressão múltipla linear, duas (usando cada um dos modelos) para avaliar como a riqueza de espécies e duas para a abundância total dos indivíduos de todas as espécies estava sendo influenciada pela heterogeneidade da floresta.

No uso dos modelos estatísticos descritos acima, os dados de abundância foram normalizados realizando-se a soma de 0,5 e posteriormente a raiz quadrada dos dados (Sokal & Rohlf 1981). Para a realização das regressões múltiplas foi utilizado o programa Systat 12.0 (Wilkinson 1998).

Para verificar problemas potenciais das análises de resíduo em modelos lineares, usamos o método gráfico “partial residual plot”, utilizando o programa “R”. Com o mesmo programa, verificamos possíveis relações lineares entre as variáveis preditivas estimando o nível de multicolinearidade usando o fator de inflação da variância (Fox 2002).

Para verificar a existência de autocorrelação espacial entre os componentes de estrutura da floresta (matriz com os valores dos componentes de estrutura da floresta para cada parcela) e a distância geográfica das parcelas na Reserva Ducke (matriz com as coordenadas geográficas das 40 parcelas, usando dados métricos de latitude e longitude em UTM). Foram realizados testes de Mantel separadamente para cada componente da estrutura da floresta, utilizando o programa PC-ORD (McCune & Mefford 1999). O método utilizado no teste foi o de aproximação assintótica. A medida de distância, usando o índice de Bray-Curtis, foi calculada para a matriz com os dados dos componentes da estrutura da floresta e a medida de distância Euclideana para a

segunda matriz com os dados das coordenadas geográficas. A distribuição t com infinitos níveis de graus de liberdade usando aproximação assintótica de Mantel testou a associação entre as duas matrizes (McCune & Mefford 1999).

Na tabela 1, os dados de densidade observada correspondem ao total de indivíduos encontrados nas 40 parcelas. A densidade estimada foi calculada estimando o valor para 1 ha dos indivíduos encontrados nas 40 parcelas de 250m², ou seja:

$$\text{Densidade estimada} = 40 \times 250 / 10.000$$

A densidade máxima por parcela corresponde ao valor máximo de indivíduos encontrado em uma parcela e a frequência é o número de parcelas que a espécie ocorreu.

RESULTADOS

Foram registradas 2.522 plântulas e 1.141 adultos de palmeiras. As plântulas mais abundantes foram as de espécies de dossel, *Oenocarpus bacaba* (1.067), *O. bataua* (448) e *Iriartella setigera* (304). As mais abundantes para as populações de adultos foram espécies de sub-bosque *Geonoma aspidiifolia* (324), *Attalea attaleoides* (268) e *Attalea microcarpa* (205) (Tabela 1).

A distribuição das plântulas da maioria das espécies de sub-bosque esteve restrita as parcelas onde os indivíduos adultos ocorreram, ao contrario das espécies de dossel, que tiveram a distribuição mais ampla (Figura 2).

ANÁLISE DE AUTOCORRELAÇÃO ESPACIAL DO GRUPO DE ESPÉCIES DE PALMEIRAS ENTRE AS ÁREAS NA FLORESTA

A correlação entre as distâncias dos componentes da estrutura da floresta e da paisagem e a distância geográfica entre as parcelas não foram significantes, indicando fraca correlação espacial ou que os componentes não estavam agrupados devido à proximidade espacial (Tabela 2).

CORRELAÇÃO ENTRE OS COMPONENTES DE ESTRUTURA DA FLORESTA

A matriz de correlação de Pearson mostrou que houve correlação significativa entre abundância de árvores (não palmeiras) com DAP ≥ 10 cm e abundância de árvores (não palmeiras) com DAP ≥ 30 cm e entre profundidade de folhiço e abertura de dossel

(Tabela 3). Nestes casos uma das variáveis correlacionadas foi descartada, sendo usada em modelos separados. O fator de inflação da variância (vif) para a maioria dos componentes de estrutura da floresta e da paisagem ficou abaixo de 10, indicando, portanto, que a multicolinearidade foi baixa (Apêndice 1).

Foi observado um número muito maior de troncos mortos no chão em apenas uma parcela, o que estava fazendo com que relações entre a abundância de algumas espécies e troncos fossem significativas (Apêndice 2). Para estes casos (adultos de *Attalea attaleoides*, *Iriartella setigera* e plântulas de *Iriartella setigera*) foi retirada a parcela que produzia nas análises o outlier e as análises foram feitas novamente, levando a relações não mais significativas. Isso mostrou que os dados dessa parcela estavam desbalanceando os modelos. Contudo, mesmo assim deixamos nos gráficos os outliers e indicamos na legenda a presença deles, para que as análises correspondessem à realidade dos dados.

RELAÇÃO ENTRE DISTRIBUIÇÃO E ABUNDÂNCIA E A VARIAÇÃO NOS COMPONENTES DE ESTRUTURA DA FLORESTA

Alguns componentes de estrutura tanto do dossel quanto do chão da floresta influenciaram na abundância das espécies. Plântulas de *Oenocarpus bacaba* e *O. minor* foram encontradas em maior abundância em áreas mais sombreadas e com menos troncos mortos no chão (Tabelas 4 e 5, Figura 3). Plântulas de *O. bacaba* também foram mais abundantes em áreas com menor profundidade de folhiço (Tabela 5, Figura 3).

A abundância de árvores menores (DAP entre 10 e 29,99cm) influenciou na distribuição e abundância de palmeiras de dossel e sub-bosque. Adultos de *Socratea exorrhiza* foram mais abundantes em áreas com mais árvores enquanto que plântulas de *Attalea attaleoides* foram mais frequentes em áreas com menos árvores (não palmeiras) (Tabela 5, Figura 3).

As demais espécies não apresentaram relação entre distribuição e abundância com os componentes de estrutura da floresta.

RELAÇÃO ENTRE DISTRIBUIÇÃO E ABUNDÂNCIA E A VARIAÇÃO NOS COMPONENTES DE ESTRUTURA DA PAISAGEM

A distribuição e abundância de algumas palmeiras apresentaram padrões distintos em relação à proximidade de igarapés. Plântulas de *Attalea attaleoides* e adultos de *Oenocarpus bacaba* e *O. minor* ocorreram com mais frequência em áreas mais distantes de igarapés (Tabela 7). Plântulas de *Attalea attaleoides* foram mais abundantes em áreas mais distantes de igarapés, enquanto que plântulas de *O. bataua* foram mais abundantes em áreas mais próximas a igarapés (Tabelas 5, Figura 4).

A distribuição de plântulas e adultos foi diferente ao longo do gradiente de altitude. Adultos de *Attalea attaleoides* e *Oenocarpus bacaba* foram mais freqüentes em áreas mais altas da floresta (platôs) enquanto adultos de *A. microcarpa* e *O. bataua* foram encontrados em áreas de menor altitude (baixios ou vales) (Tabela 6). Plântulas e adultos de *Attalea attaleoides* e plântulas de *O. bacaba* foram mais abundantes em áreas de maior altitude enquanto que plântulas de *Oenocarpus bataua* e *Socratea exorrhiza* e adultos de *Iriartella setigera* foram mais abundantes em áreas de menor altitude (Tabela 4, Figura 4).

A ocorrência e abundância das outras espécies de palmeiras não tiveram relação significativa com os demais componentes de estrutura da floresta e da paisagem (Tabelas 4-7).

EFEITO DOS COMPONENTES DA ESTRUTURA DA FLORESTA E DA PAISAGEM NA RIQUEZA E ABUNDÂNCIA TOTAL DAS NOVE ESPÉCIES DE PALMEIRAS

A abundância total de plântulas por parcela foi maior em áreas com mais abundância de árvores de outras espécies da floresta com DAP entre 10 e 29,99cm (Tabela 9). A riqueza de plântulas das nove espécies de palmeiras não teve relação significativa com os componentes estruturais da floresta e da paisagem (Tabelas 8 e 9).

A abundância total de indivíduos adultos das nove espécies de palmeiras não foi influenciada pelos componentes da estrutura floresta (Tabelas 8 e 9), entretanto, a riqueza de espécies de palmeiras diminuiu com o aumento na abundância de árvores de outras espécies (não palmeiras com DAP entre 10 e 29cm) (Tabela 9).

DISCUSSÃO

A ampla distribuição na região Amazônica de palmeiras como *Attalea attaleoides*, *Oenocarpus bataua*, *Euterpe precatoria*, *Socratea exorrhiza* e outras (Henderson *et al.* 1995) sugere que possam ser tolerantes a uma grande variação ambiental (Costa *et al.* 2008). Na Amazônia Central as palmeiras ocorrem em alta diversidade, com 29 a 45 espécies em áreas de floresta de terra firme, cujas comunidades podem ser influenciadas por mudanças espaciais em componentes da paisagem e de estrutura da floresta (Cintra *et al.* 2005; Costa *et al.* 2008).

A presença de adultos de *Attalea attaleoides* apenas em áreas mais altas (platô) e de *Attalea microcarpa* em áreas de menores altitudes (baixio) pode revelar um padrão de distribuição relacionado a adaptações específicas a estes dois tipos de ambientes. Visto que a luminosidade não teve relação com a distribuição e abundância de nenhuma das duas espécies, um dos fatores que devem estar influenciando na distribuição destas espécies é a adaptação ao tipo de solo. A distribuição de grupos de plantas estudados na RFAD, incluindo palmeiras, esteve associada ao tipo de solo, mudando ao longo do gradiente que vai de solos mais arenosos, pobres e mal drenados (áreas mais baixas) até solos mais argilosos, ricos e bem drenados (áreas mais altas) (Costa *et al.* 2008, Oliveira *et al.* 2008)

Com relação a proximidade de ambientes aquáticos (distância do igarapé), a distribuição espacial de plântulas de *Attalea attaleoides* e *Oenocarpus bataua* seguiu o mesmo padrão das populações de adultos das espécies. Condições favoráveis ao estabelecimento da espécie propiciam o estabelecimento dos indivíduos que atinjam o local, enquanto que ambientes desfavoráveis causam trechos de baixa densidade (Zuquim 2004). A ausência de plântulas de *Attalea attaleoides* nas áreas próximas a igarapés pode ocorrer devido ao fato da espécie não apresentar adaptações fisiológicas para o estabelecimento nestes ambientes, sendo favorecidas as plântulas de *O. bataua*, mais adaptadas a estas condições (Joly e Crawford 1982; Losos 1995; Pacheco 2001). Estudos realizados com *O. bataua* revelam o padrão de distribuição da espécie em locais próximos a igarapés, sendo que a probabilidade de um indivíduo adulto da palmeira ocorrer aumenta com a presença de outro a uma distância menor que quatro metros (Zuquim 2004).

A variação espacial na distribuição e abundância de seus vários componentes de estrutura (abertura dossel, quantidade de folhagem, densidade de árvores, presença de igarapés) produz heterogeneidade ambiental na floresta, que por sua vez favorece a produção de microambientes, permitindo a coexistência local de um grande número de espécies de palmeiras (Svenning 2001b).

A presença de plântulas de *Attalea attaleoides* em áreas com baixa densidade de árvores, pode estar relacionada à menor competição por espaço e nutrientes nestes locais. A maior abundância de plântulas em áreas com menos densidade de árvores pode ocorrer devido à menor frequência de queda de folhas e troncos nestes locais, que pode causar danos às plântulas e atuar como barreira para germinação de sementes (Clark e Clark 1991; Scariot 2001; Pimentel e Tabareli 2004). A luminosidade não deve estar atuando como um fator limitante no estabelecimento de *A. attaleoides*, pois a abertura de dossel não apresentou relação significativa com a abundância das plântulas. A maioria das espécies da floresta tropical é adaptada a ambientes com menos luminosidade (Wang & Augspurger 2006); fato este observado em nosso estudo onde a maior abundância de plântulas foi observada em áreas com maior densidade de árvores.

O aumento na riqueza de palmeiras adultas em áreas com menor abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99cm ocorreu, provavelmente, pela menor competição por espaço, nutrientes e luminosidade nestes locais. No entanto, adultos de *Socratea exorrhiza* foram mais abundantes em áreas com maior densidade de árvores, sugerindo que a competição por luz e nutrientes com árvores menores (com DAP entre 10 e 29,99cm) não influencia espécies já estabelecidas de dossel.

O maior número de plântulas de *Oenocarpus bacaba* e *O. minor* em áreas mais sombreadas da floresta indica que espécies de dossel e sub-bosque são tolerantes a ambientes com menor luminosidade nos primeiros estágios de desenvolvimento, (Matos e Amaral 1999; Rocha 2004; Oliveira e Amaral 2005). Adultos de *O. bacaba* ocupam a região de dossel da floresta, em áreas de maior altitude, onde normalmente o dossel é mais fechado (Toledo 2009). Esta característica de estabelecimento de plântulas em ambientes com pouca luminosidade pode ser uma adaptação evolutiva da espécie para tolerância as condições de pouca luz, encontrada no chão das florestas tropicais. Quando os fatores genéticos causam diferenças na sobrevivência entre os indivíduos, somente os

mais adaptados ao ambiente sobrevivem e se reproduzem, levando a um aumento nos genes responsáveis por esses atributos na população (Ricklefs 2003).

Na floresta amazônica peruana foi observada maior sobrevivência de sementes de palmeiras acaules do gênero *Astrocaryum* próximas a troncos caídos no chão do que em áreas sem eles (Kiltie 1981; Cintra 1998). Tais locais são utilizados por roedores para estocagem de sementes durante os períodos críticos de baixa disponibilidade de alimento, servindo também como refúgio para estes animais, além de proteção das sementes contra outros predadores (Kiltie 1981). A maior abundância de plântulas de *Oenocarpus minor* e *O. bacaba* em áreas com menos troncos mortos no chão pode estar relacionada à altura dos indivíduos adultos. *Astrocaryum*, por exemplo, é uma palmeira de pequeno porte, acaule, com frutos grandes e de fácil acesso para roedores que enterram as sementes próximas aos troncos (Cintra 1998). Os frutos pequenos de espécies de palmeiras com estipe mais alto, como *Oenocarpus bacaba* e *O. minor*, são consumidos por pássaros frugívoros e pequenos mamíferos, estando os roedores atuando apenas como dispersores secundários, talvez por este motivo a abundância de troncos caídos não tenha influenciado na abundância de plântulas destas espécies.

A presença de plântulas de *O. bacaba* em áreas com menor profundidade de folhiço ocorreu provavelmente devido ao tamanho da semente. Sementes grandes com bastante reserva de carboidratos, podem apresentar vantagem de germinação e por estarem submersas, sobrevivência maior em áreas com maior profundidade de folhiço. Para sementes pequenas, como as de *O. bacaba*, a profundidade de folhiço pode atuar como barreira física impedindo que plântulas consigam emergir após a germinação, diminuindo a ocorrência das plântulas em áreas com menos folhiço (Fowler 1988; Facelli e Picket 1991, Cintra 1997; Svenning 2001b).

Esse e outros estudos mencionados sugerem que a heterogeneidade da floresta, produzida por mudanças espaciais em seus componentes da estrutura, pode influenciar o recrutamento das espécies de palmeiras por estarem atuando direta ou indiretamente na mortalidade de plântulas (Cintra 1997; Cintra e Terborgh 2000; Svenning 1999). Os resultados indicam que a distribuição e abundância de palmeiras desde o seu estabelecimento podem ser influenciadas pela variação na distribuição espacial da luminosidade, abundância de árvores e de troncos mortos no chão em florestas de terra firme na Amazônia Central. Nesse cenário, como cada espécie de palmeira responde de

maneira diferente a estas variações, existe um grande potencial para haver evolução para a especialização e separação de nicho levando a coexistência das espécies, contribuindo para manter, portanto, a diversidade alfa (Grubb 1977; Svenning 1999).

O presente estudo contribuiu para determinar a influência da variação de alguns componentes estruturais da floresta no estabelecimento de plântulas de palmeiras. As plântulas de espécie de dossel (*Oenocarpus bacaba*) e sub-bosque (*O. minor*) foram encontradas em áreas mais sombreadas da floresta. Este resultado indica que nos primeiros estágios do desenvolvimento as espécies de dossel e sub-bosque são tolerantes a ambientes com pouca luminosidade. Experimentos de germinação com espécies de dossel e sub-bosque podem vir a corroborar esta hipótese.

A riqueza de palmeiras adultas diminuiu e a abundância de plântulas aumentou em áreas com maior abundância de árvores de outras espécies com DAP entre 10 e 29,99 cm, sendo que árvores maiores ($DAP \geq 30$) não tiveram relação com a riqueza, distribuição e abundância das palmeiras. Notamos aqui a importância de levantamento de árvores de menor porte (DAP entre 10 e 29,99 cm) em estudos futuros com estabelecimento e distribuição de populações de palmeiras.

A influência da altitude na distribuição e abundância de adultos de palmeiras já era esperada, visto que trabalhos realizados anteriormente na RFAD comprovam que a altitude está relacionada com o tipo de solo que é determinante na distribuição de espécies na floresta de terra firme na Amazônia Central (Costa *et al.*, 2008). O que notamos neste estudo é que em geral a distribuição e abundância das plântulas seguem o mesmo padrão dos adultos, notando que a adaptação a estes ambientes ocorre nos primeiros estágios de estabelecimento.

Observamos que a distribuição de plântulas das espécies de palmeiras de sub-bosque ocorreu em agregados, enquanto que as de dossel são distribuídas de maneira mais uniforme sobre a área estudada (12 Km²). Estas diferenças podem estar relacionadas às diferenças nos modos de dispersão e tipos de dispersores. Trabalhos futuros com dispersão podem ajudar a esclarecer melhor o padrão de distribuição agregado destas espécies, analisando o hábito dos vertebrados dispersores (que regurgitam ou defecam a semente) e os fatores influenciando a dispersão ao redor da planta mãe.

Outros fatores além dos aqui citados podem influenciar na distribuição de adultos e plântulas de palmeiras, principalmente os eventos nas primeiras fases de estabelecimento, além é claro, de processos ocorrendo durante a fase de pré-dispersão como a fecundidade ou diferenças na produção de sementes e na sobrevivência devido à predação dos frutos por insetos e vertebrados. Notamos a importância de estudos futuros sobre a relação entre a heterogeneidade da floresta tropical de terra firme e a fenologia das espécies de palmeiras.

AGRADECIMENTOS

Ao IIEB (Instituto Internacional de Educação do Brasil), pelo apoio concedido para as despesas de campo e a FAPEAM (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas) pela bolsa concedida a primeira autora na realização de seu doutorado.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Densidade observada (10 ha), densidade estimada (1 ha), densidade máxima por parcela (0,25 ha) e frequência (número de parcelas em que as espécies ocorreram) de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras encontrados na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

Espécies de palmeiras	Densidade observada		Densidade estimada		Densidade máxima por parcela		Frequência	
	plântulas	adultos	plântulas	adultos	plântulas	adultos	plântulas	adultos
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) W Boer	59	268	73,7	26,8	15	32	14	20
<i>Attalea microcarpa</i> Mart.	95	205	118,7	20,5	53	70	8	8
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	203	19	253,7	1,9	73	4	25	8
<i>Geonoma aspidiifolia</i> Spruce	241	324	301,2	32,4	24	57	34	35
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H. Wendl.	304	133	380,0	13,3	33	28	33	25
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	1067	48	1333,7	4,8	87	8	36	19
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	448	49	560,0	4,9	65	13	32	7
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	74	77	92,5	7,7	6	11	30	27
<i>Socratea exohrizza</i> (Mart.) H. Wendl.	31	18	38,7	1,8	3	2	20	12

Tabela 2. Resultado do Teste de Randomização de Mantel dos componentes da estrutura da floresta e da paisagem em relação à posição (coordenadas geográficas) nas 40 parcelas da Reserva Ducke, Amazônia Central.

Variável	Valor de Correlação (r)	Significância (p)
Comunidade de palmeiras adultas	-0,048976	0,450231
Comunidade de plântulas de palmeiras	0,063727	0,244269
Altitude	-0,001732	0,973879
Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99cm	-0,143420	0,013356
Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	-0,081095	0,158686
Abundância de troncos caídos no chão da floresta	0,000868	0,987685
Profundidade de folhiço	0,084954	0,174012
Proporção de abertura de dossel da floresta	-0,027308	0,638467
Proximidade do igarapé	-0,054387	0,343473

Tabela 3. Matriz de Correlação de Pearson para os componentes da estrutura da floresta: Abundância de troncos caídos (TRONCOS), abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm (DAP 10), abundância de árvores com DAP \geq 30 cm (DAP 30), profundidade de folhiço (FOLHIÇO), proporção de abertura de dossel (ABDOS), proximidade do igarapé (DISTIG) e altitude (ALTITUDE).

	TRONCOS	DAP10	DAP30	FOLHICO	ABDOS	DISTIG	ALTITUDE
TRONCOS	1.000						
DAP10	-0.207	1.000					
DAP30	-0.146	0.859*	1.000				
FOLHICO	-0.318	0.096	0.064	1.000			
ABDOS	-0.365	0.070	0.035	0.747*	1.000		
DISTIG	0.054	0.105	0.177	0.030	-0.044	1.000	
ALTITUDE	0.290	-0.157	-0.141	-0.077	-0.163	0.536	1.000

*significância estatística de $p < 0.05$ resultante da Matriz de Probabilidade de Bonferroni

Tabela 4. Resultados das regressões múltiplas usadas para avaliar mudanças espaciais na abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à influência da heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 1).

Espécies	Componentes da estrutura florestal	R ²		t		p	
		plântulas	adultos	plântulas	adultos	plântulas	adultos
<i>Attalea</i>	Proporção de abertura de dossel	0,243	0,480	1,069	0,292	0,292	0,772
<i>attaleoides</i>	Abundância de troncos caídos	0,243	0,480	1,264	-2,284	0,215	0,029*
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,243	0,480	0,129	0,350	0,898	0,728
	Altitude	0,243	0,480	2,623	4,336	0,013	0,0001
<i>Attalea</i>	Proporção de abertura de dossel	0,032	0,082	0,778	0,820	0,442	0,418
<i>microcarpa</i>	Abundância de troncos caídos	0,032	0,082	-0,098	0,064	0,922	0,950
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,032	0,082	-0,078	0,224	0,938	0,824
	Altitude	0,032	0,082	-0,525	-1,354	0,603	0,185
<i>Euterpe</i>	Proporção de abertura de dossel	0,175	0,124	2,412	1,124	0,021	0,269
<i>precatória</i>	Abundância de troncos caídos	0,175	0,124	0,158	0,303	0,876	0,763
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,175	0,124	0,912	0,656	0,368	0,516
	Altitude	0,175	0,124	-0,031	-1,576	0,975	0,124
<i>Geonoma</i>	Proporção de abertura de dossel	0,009	0,061	-0,226	-1,184	0,823	0,244
<i>aspidiifolia</i>	Abundância de troncos caídos	0,009	0,061	-0,346	-1,229	0,731	0,227
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,009	0,061	-0,190	0,020	0,851	0,984
	Altitude	0,009	0,061	-0,326	0,181	0,746	0,857
<i>Iriartella</i>	Proporção de abertura de dossel	0,248	0,308	-1,301	-1,070	0,202	0,292
<i>setigera</i>	Abundância de troncos caídos	0,248	0,308	-2,486	-2,520	0,018*	0,016*
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,248	0,308	0,978	0,498	0,335	0,622
	Altitude	0,248	0,308	-1,066	-2,069	0,294	0,046
<i>Oenocarpus</i>	Proporção de abertura de dossel	0,336	0,171	-2,501	-1,594	0,017	0,120
<i>bacaba</i>	Abundância de troncos caídos	0,336	0,171	-2,352	-0,322	0,024	0,750
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,336	0,171	1,099	0,089	0,279	0,930
	Altitude	0,336	0,171	3,131	1,997	0,004	0,054
<i>Oenocarpus</i>	Proporção de abertura de dossel	0,393	0,094	1,064	0,079	0,295	0,938
<i>bataua</i>	Abundância de troncos caídos	0,393	0,094	-0,815	0,152	0,420	0,880
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,393	0,094	1,365	-0,098	0,181	0,923
	Altitude	0,393	0,094	-3,463	-1,858	0,001	0,072
<i>Oenocarpus</i>	Proporção de abertura de dossel	0,210	0,042	-2,002	-0,963	0,045	0,342
<i>minor</i>	Abundância de troncos caídos	0,210	0,042	-2,194	-0,563	0,035	0,577
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,210	0,042	-1,470	0,720	0,150	0,477
	Altitude	0,210	0,042	0,937	0,251	0,355	0,803
<i>Socratea</i>	Proporção de abertura de dossel	0,160	0,093	-0,195	1,251	0,846	0,219
<i>exorrhiza</i>	Abundância de troncos caídos	0,160	0,093	1,372	0,580	0,179	0,566
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,160	0,093	-0,267	-1,394	0,791	0,172
	Altitude	0,160	0,093	-2,425	0,056	0,021	0,955

*A relação significativa foi devido a presença de um outlier.

Tabela 5. Resultados das regressões múltiplas usadas para avaliar mudanças espaciais na abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à influência da heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 2).

Espécies	Componentes da estrutura florestal	R ²		t		p	
		plântulas	adultos	plântulas	adultos	plântulas	adultos
<i>Attalea</i>	Profundidade de folhiço	0,215	0,078	0,700	0,170	0,488	0,866
<i>attaleoides</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,215	0,078	-1,214	-1,003	0,233	0,323
	Proximidade do igarapé	0,215	0,078	2,857	1,503	0,007	0,142
<i>Attalea</i>	Profundidade de folhiço	0,145	0,141	1,646	1,663	0,109	0,105
<i>microcarpa</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,145	0,141	-0,552	-0,080	0,584	0,937
	Proximidade do igarapé	0,145	0,141	-1,935	-1,937	0,061	0,061
<i>Euterpe</i>	Profundidade de folhiço	0,036	0,002	1,146	0,185	0,259	0,168
<i>precatória</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,036	0,002	-0,111	0,119	0,913	0,246
	Proximidade do igarapé	0,036	0,002	0,001	-0,186	0,999	0,318
<i>Geonoma</i>	Profundidade de folhiço	0,042	0,062	0,680	-0,004	0,501	0,997
<i>aspidifolia</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,042	0,062	0,376	0,786	0,709	0,437
	Proximidade do igarapé	0,042	0,062	0,809	1,224	0,424	0,229
<i>Iriartella</i>	Profundidade de folhiço	0,077	0,068	-0,499	0,035	0,621	0,972
<i>setigera</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,077	0,068	1,720	1,564	0,094	0,127
	Proximidade do igarapé	0,077	0,068	-0,056	-0,503	0,955	0,618
<i>Oenocarpus</i>	Profundidade de folhiço	0,202	0,173	-2,145	-2,001	0,039	0,053
<i>bacaba</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,202	0,173	1,915	-0,069	0,063	0,946
	Proximidade do igarapé	0,202	0,173	1,417	2,076	0,165	0,045
<i>Oenocarpus</i>	Profundidade de folhiço	0,282	0,113	0,613	1,230	0,544	0,227
<i>bataua</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,282	0,113	2,200	-0,409	0,346	0,685
	Proximidade do igarapé	0,282	0,113	-3,175	-1,825	0,003	0,076
<i>Oenocarpus</i>	Profundidade de folhiço	0,101	0,099	-1,552	-0,709	0,129	0,483
<i>minor</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,101	0,099	-0,844	1,745	0,404	0,090
	Proximidade do igarapé	0,101	0,099	0,945	0,730	0,351	0,470
<i>Socratea</i>	Profundidade de folhiço	0,106	0,138	-0,636	0,988	0,529	0,330
<i>exorrhiza</i>	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	0,106	0,138	-0,761	-2,305	0,452	0,027
	Proximidade do igarapé	0,106	0,138	-1,593	-0,041	0,120	0,967

Tabela 6. Resultados das regressões múltiplas da ocorrência de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 1).

Espécies	Componentes da estrutura	δ^2		OR		p	
		plântulas	adultos	plântulas	adultos	plântulas	adultos
<i>Attalea</i>	Proporção de abertura de dossel	0,243	0,334	-0,181	0,290	0,856	0,772
<i>attaleoides</i>	Abundância de troncos caídos	0,243	0,334	0,408	1,381	0,683	0,167
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,243	0,334	-1,777	-0,197	0,076	0,844
	Altitude	0,243	0,334	2,383	2,873	0,017	0,004
<i>Attalea</i>	Proporção de abertura de dossel	0,270	0,374	1,514	1,887	0,130	0,059
<i>microcarpa</i>	Abundância de troncos caídos	0,270	0,374	-0,086	0,537	0,932	0,591
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,270	0,374	0,692	0,178	0,489	0,859
	Altitude	0,270	0,374	-2,107	-2,292	0,035	0,022
<i>Euterpe</i>	Proporção de abertura de dossel	0,095	0,071	1,203	0,853	0,229	0,393
<i>precatória</i>	Abundância de troncos caídos	0,095	0,071	-0,866	0,316	0,387	0,752
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,095	0,071	-0,494	-0,121	0,621	0,904
	Altitude	0,095	0,071	-0,886	-1,338	0,376	0,181
<i>Geonoma</i>	Proporção de abertura de dossel	0,070	0,477	0,215	-1,993	0,830	0,046
<i>aspidiifolia</i>	Abundância de troncos caídos	0,070	0,477	0,677	-1,354	0,499	0,176
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,070	0,477	-1,148	-0,291	0,251	0,771
	Altitude	0,070	0,477	-0,062	1,752	0,951	0,080
<i>Iriartella</i>	Proporção de abertura de dossel	0,101	0,283	0,964	0,435	0,335	0,663
<i>setigera</i>	Abundância de troncos caídos	0,101	0,283	-0,236	-2,001	0,814	0,045
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,101	0,283	-1,225	0,029	0,220	0,977
	Altitude	0,101	0,283	-0,848	-1,768	0,397	0,077
<i>Oenocarpus</i>	Proporção de abertura de dossel	0,464	0,182	-0,168	-1,334	0,866	0,182
<i>bacaba</i>	Abundância de troncos caídos	0,464	0,182	-1,027	0,310	0,304	0,757
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,464	0,182	1,162	-0,085	0,245	0,932
	Altitude	0,464	0,182	1,622	2,280	0,105	0,023
<i>Oenocarpus</i>	Proporção de abertura de dossel	0,160	0,171	-0,318	-0,189	0,750	0,850
<i>bataua</i>	Abundância de troncos caídos	0,160	0,171	-1,340	0,507	0,180	0,612
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,160	0,171	1,359	-0,447	0,174	0,655
	Altitude	0,160	0,171	-1,143	-2,134	0,253	0,033
<i>Oenocarpus</i>	Proporção de abertura de dossel	0,067	0,068	-1,374	-0,150	0,169	0,511
<i>minor</i>	Abundância de troncos caídos	0,067	0,068	-1,093	-0,673	0,274	0,501
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,067	0,068	0,436	-0,657	0,663	0,511
	Altitude	0,067	0,068	0,915	1,564	0,360	0,118
<i>Socratea</i>	Proporção de abertura de dossel	0,205	0,031	0,074	0,659	0,941	0,510
<i>exorrhiza</i>	Abundância de troncos caídos	0,205	0,031	-0,023	0,479	0,982	0,632
	Abundância de árvores com DAP \geq 30cm	0,205	0,031	0,046	-0,923	0,963	0,356
	Altitude	0,205	0,031	0,128	0,184	0,898	0,854

Tabela 7. Resultados das regressões múltiplas da ocorrência de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 2).

Espécies	Componentes da estrutura	δ^2		OR		p	
		plântulas	adultos	plântulas	adultos	plântulas	adultos
<i>Attalea attaleoides</i>	Profundidade de folhiço	0,219	0,06	-0,653	0,119	0,514	0,905
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,219	0,06	-2,461	-1,378	0,014	0,168
	Proximidade do igarapé	0,219	0,06	2,116	1,258	0,034	0,208
<i>Attalea microcarpa</i>	Profundidade de folhiço	0,135	0,206	0,726	1,178	0,468	0,239
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,135	0,206	0,867	0,367	0,386	0,714
	Proximidade do igarapé	0,135	0,206	-1,771	-1,936	0,077	0,053
<i>Euterpe precatória</i>	Profundidade de folhiço	0,038	0,019	1,038	0,018	0,299	0,986
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,038	0,019	-0,974	-0,813	0,330	0,416
	Proximidade do igarapé	0,038	0,019	0,400	0,353	0,689	0,724
<i>Geonoma aspidiifolia</i>	Profundidade de folhiço	0,107	0,108	0,990	-0,579	0,322	0,562
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,107	0,108	-1,269	-0,97	0,205	0,330
	Proximidade do igarapé	0,107	0,108	1,202	1,165	0,229	0,244
<i>Iriartella setigera</i>	Profundidade de folhiço	0,026	0,059	0,821	1,353	0,412	0,176
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,026	0,059	0,046	0,729	0,964	0,466
	Proximidade do igarapé	0,026	0,059	-0,530	-0,513	0,596	0,608
<i>Oenocarpus bacaba</i>	Profundidade de folhiço	0,040	0,257	-0,760	-1,928	0,447	0,054
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,040	0,257	0,511	-0,899	0,609	0,369
	Proximidade do igarapé	0,040	0,257	0,660	2,94	0,510	0,003
<i>Oenocarpus bataua</i>	Profundidade de folhiço	0,075	0,112	-0,288	0,905	0,773	0,365
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,075	0,112	1,461	-0,41	0,144	0,682
	Proximidade do igarapé	0,075	0,112	-0,937	-1,581	0,349	0,114
<i>Oenocarpus minor</i>	Profundidade de folhiço	0,046	0,109	-1,131	-0,47	0,258	0,638
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,046	0,109	0,909	0,206	0,363	0,837
	Proximidade do igarapé	0,046	0,109	0,609	1,989	0,543	0,047
<i>Socratea exorrhiza</i>	Profundidade de folhiço	0,076	0,098	0,093	1,118	0,926	0,263
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,076	0,098	0,172	-1,881	0,864	0,060
	Proximidade do igarapé	0,076	0,098	0,164	-0,336	0,870	0,737

Tabela 8. Resultados das regressões múltiplas da riqueza e abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 1).

		Riqueza			Abundância		
		R ²	t	p	R ²	t	p
plântula	Proporção de abertura de dossel	0,093	0,816	0,420	0,282	-0,825	0,415
	Abundância de troncos caídos	0,093	-0,385	0,703	0,282	-2,879	0,007*
	Abundância de árvores com DAP ≥ 30 cm	0,093	-0,517	0,428	0,282	1,934	0,061
	Altitude	0,093	-1,259	0,216	0,282	0,348	0,730
adulto	Proporção de abertura de dossel	0,051	0,166	0,869	0,014	-0,464	0,645
	Abundância de troncos caídos	0,051	-0,310	0,759	0,014	-0,391	0,698
	Abundância de árvores com DAP ≥ 30 cm	0,051	-0,896	0,376	0,014	0,338	0,737
	Altitude	0,051	0,930	0,359	0,014	-0,172	0,864

*significativo devido à presença de outlier, quando removido desbalanceou o modelo.

Tabela 9. Resultados das regressões múltiplas da riqueza e abundância de plântulas e adultos de nove espécies de palmeiras em relação à heterogeneidade da floresta e da paisagem (Modelo 2).

		Riqueza			Abundância		
		R ²	t	p	R ²	t	P
plântula	Profundidade de folhiço	0,027	0,183	0,856	0,212	-0,979	0,334
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm	0,027	-0,789	0,435	0,212	3,031	0,004
	Proximidade do igarapé	0,027	-0,554	0,583	0,212	-0,631	0,532
adulto	Profundidade de folhiço	0,178	0,666	0,510	0,034	0,985	0,331
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29 cm	0,178	-2,173	0,036	0,034	0,382	0,705
	Proximidade do igarapé	0,178	1,852	0,072	0,034	-0,242	0,810

LISTA DE FIGURAS

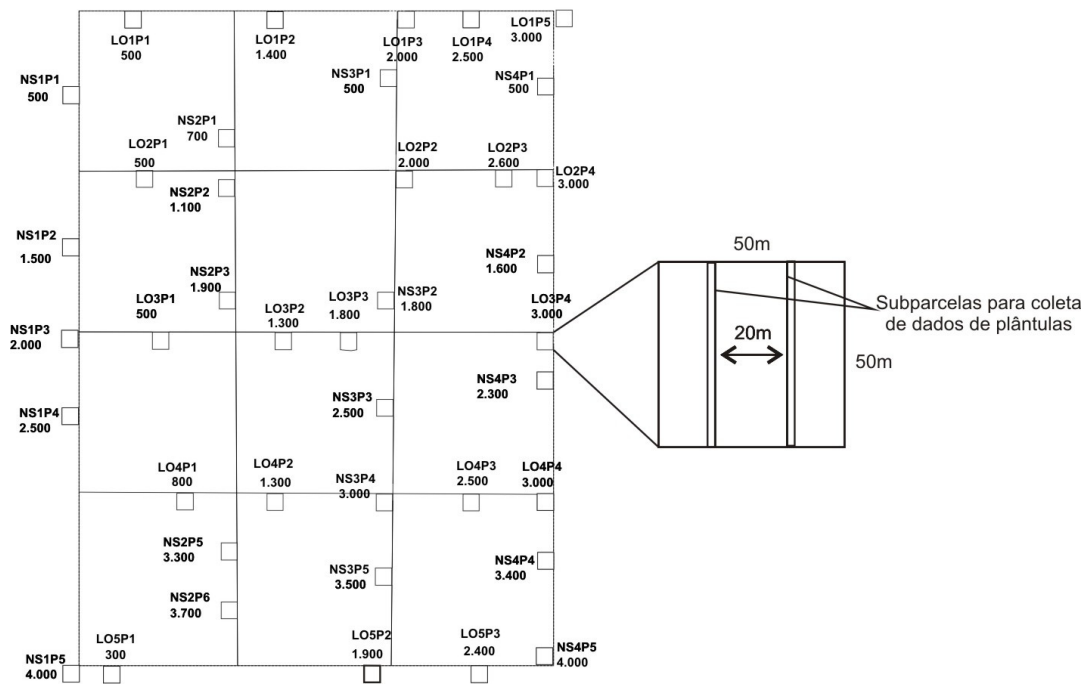


Figura 1. Localização das parcelas e subparcelas na grade da Reserva Florestal Adolpho Ducke.

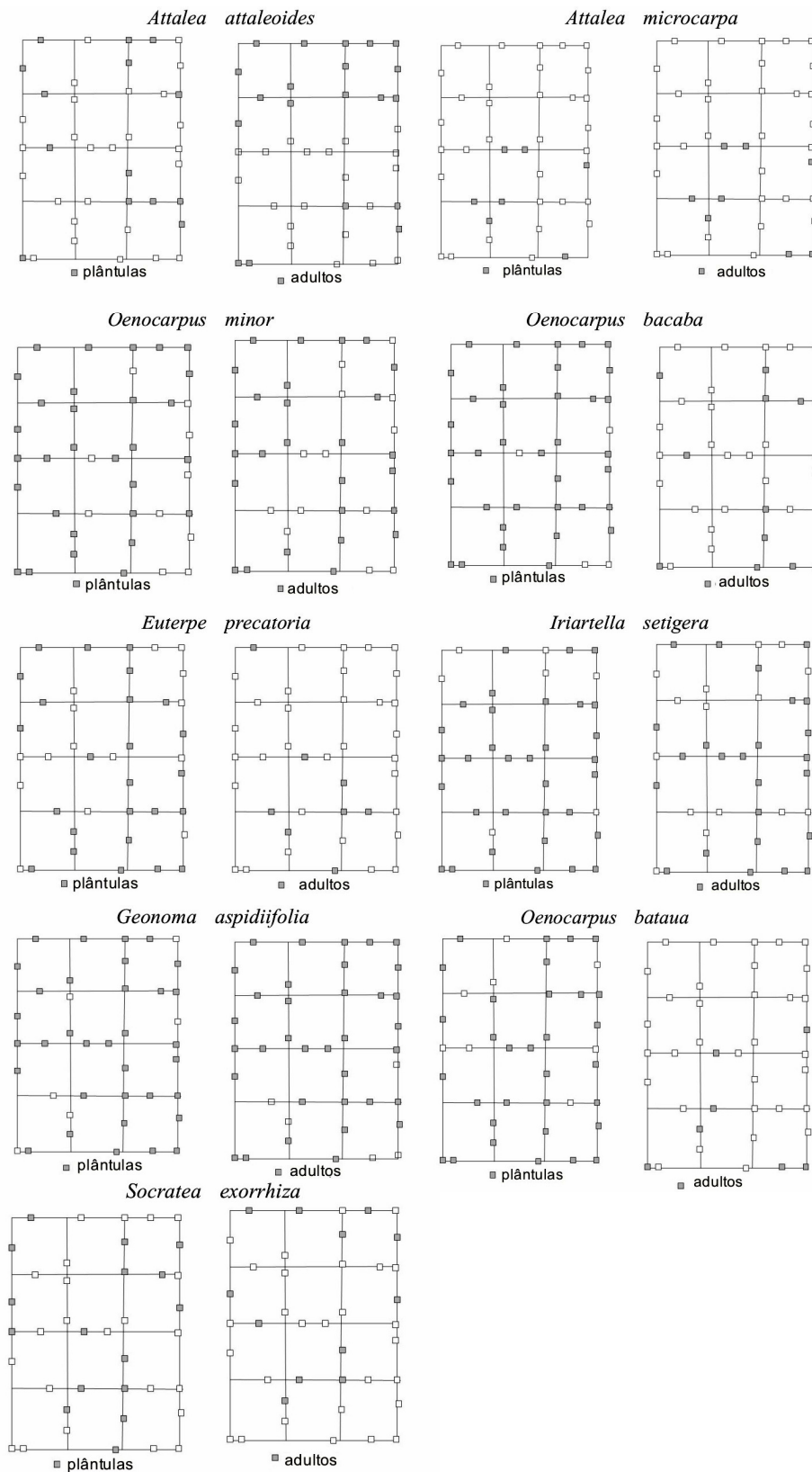


Figura 2. Distribuição das plântulas e adultos das nove espécies de palmeiras nas 40 parcelas na Reserva Florestal Adolfo Ducke.

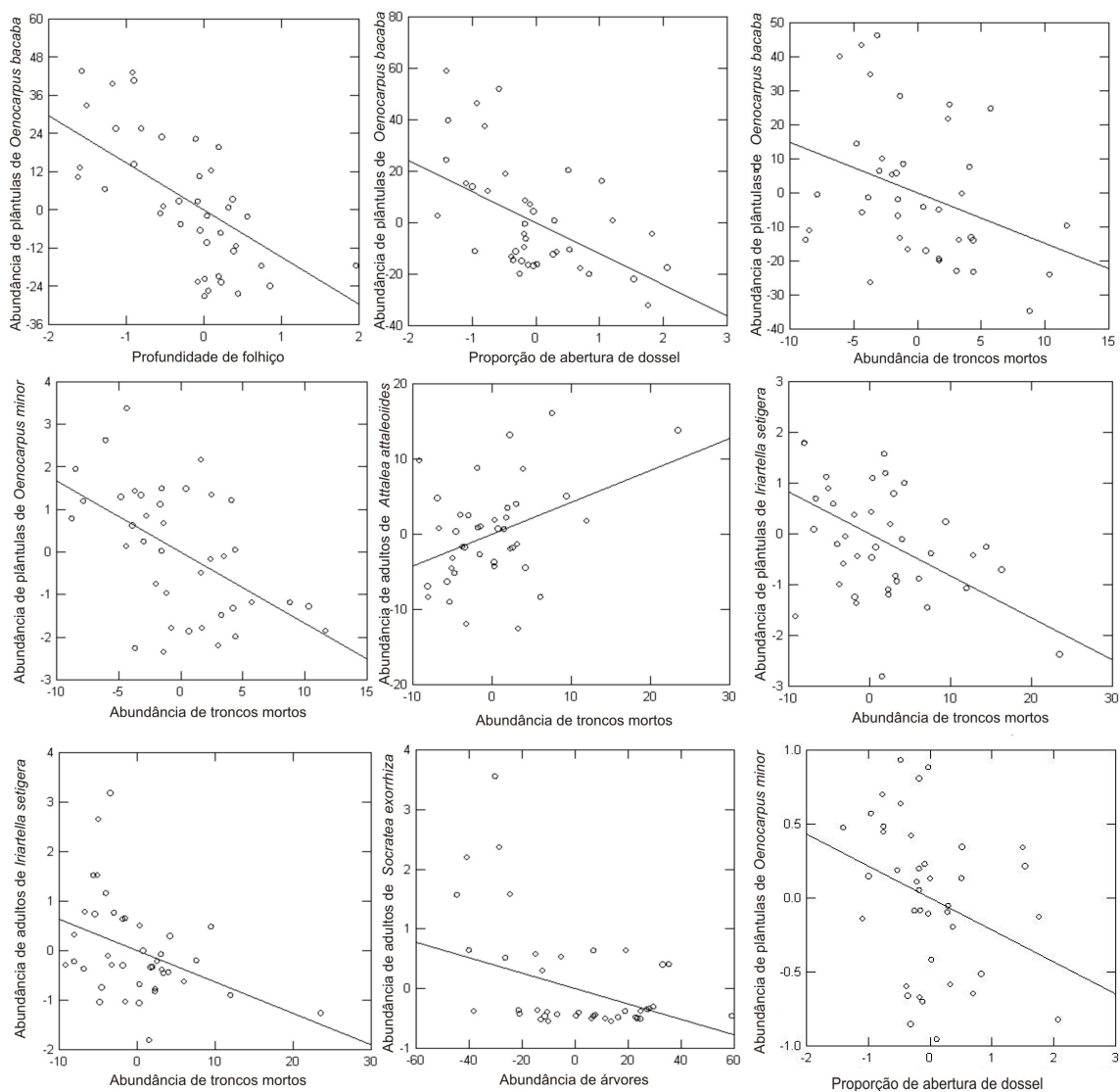


Figura 3. Relação entre a abundância de plântulas e adultos de palmeiras com os componentes de estrutura da floresta (profundidade de folhiço, abertura de dossel, abundância de troncos mortos e de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm.). A relação entre abundância de adultos de *Attalea attaleoides*, *Iriartella setigera*, plântulas de *Iriartella setigera* e a abundância de troncos foi devido à presença de um outlier, o qual depois de removido, desbalanceou o modelo. As relações correspondem somente aqueles resultados das tabelas 4 e 5 que foram significativos.

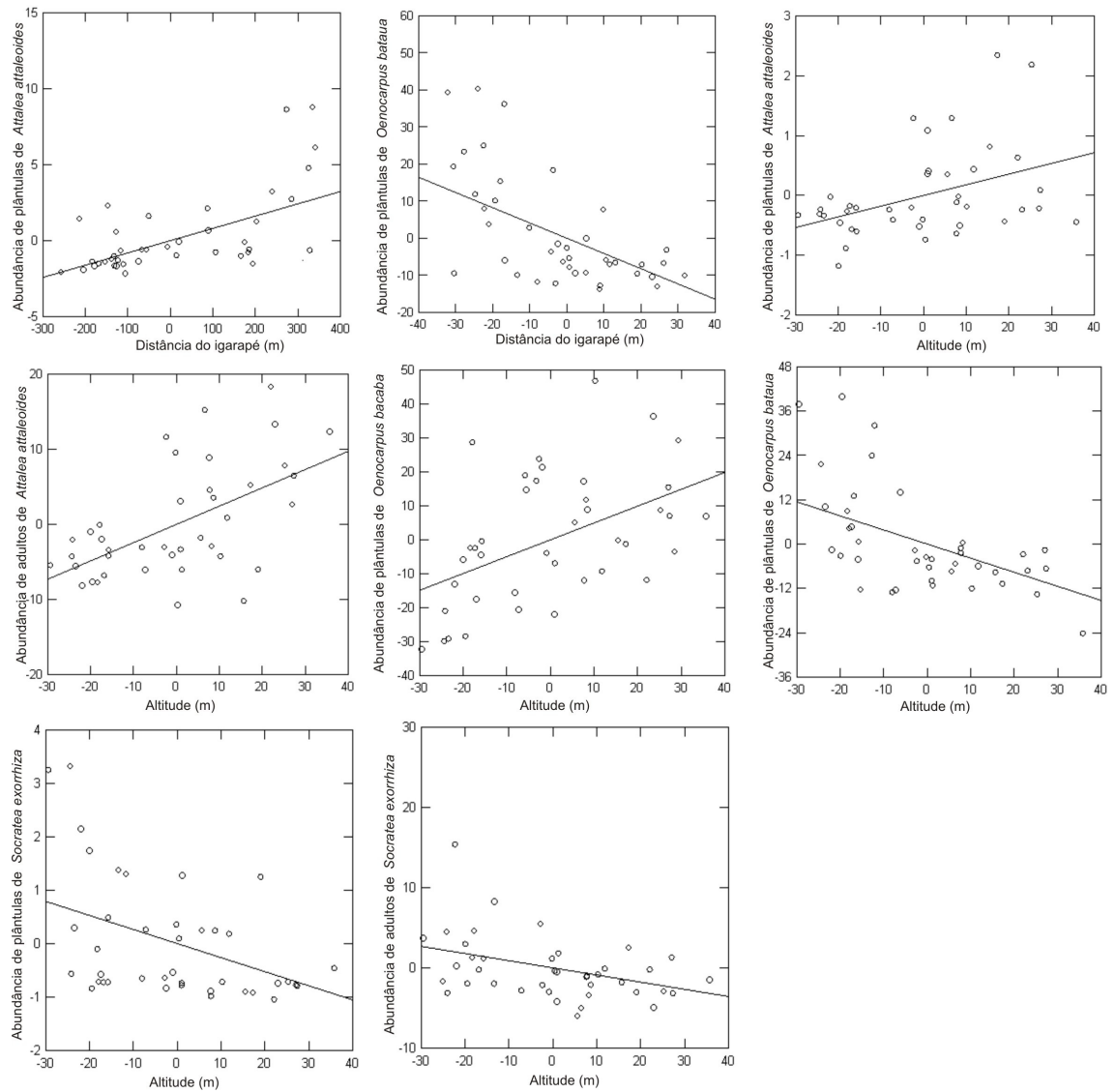


Figura 4. Relação entre a abundância de plântulas e adultos de palmeiras com os componentes estruturais da paisagem (proximidade de igarapé e altitude). As relações correspondem somente aqueles resultados das tabelas 4 e 5 que foram significativos.

APÊNDICES

Apêndice 1. Valores do fator de inflação (nível de multicolinearidade) na variância das variáveis preditivas.

Variáveis	Abundância de troncos mortos no chão	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29cm	Abundância de árvores com DAP \geq 30 cm	Profundidade de folhiço	Abertura de dossel	Distância do igarapé	Altitude
Fator de inflação de variância	1,2470747	4,032570	4,216611	1,125590	1,287730	1,650614	1,720794

Apêndice 2. Lista com a localização das 40 parcelas na Reserva Ducke e os respectivos dados dos componentes de estrutura da floresta e da paisagem.

Parcelas	Localização na trilha	Abundância de troncos mortos no chão	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99cm	Abundância de árvores com DAP>30cm	Profundidade de folhiço	Abertura de dossel	Distância do igarapé	Altitude
LO1P1	500	3	79	44	3,05	3,17	144,90	82
LO1P2	1400	2	101	56	5,30	5,51	618,16	108
LO1P3	2000	11	72	40	3,10	3,22	395,52	109
LO1P4	2500	23	102	52	2,65	2,76	455,85	111
LO1P5	3000	9	118	67	2,45	2,55	212,69	104
LO2P1	500	16	67	25	3,10	3,22	151,74	95
LO2P2	2000	25	52	30	2,65	2,76	45,40	75
LO2P3	2600	12	121	69	3,60	3,74	80,85	87
LO2P4	3000	13	108	62	3,60	3,74	94,53	81
LO3P1	500	6	51	27	2,50	2,60	199,00	81
LO3P2	1300	9	87	54	3,05	3,17	144,28	49
LO3P3	1800	3	111	66	3,90	4,06	4,35	48
LO3P4	3000	5	85	49	3,35	3,48	200,25	68
LO4P1	800	6	118	66	3,4	5,2	80,85	73
LO4P2	1300	10	68	39	3,40	3,54	14,30	100
LO4P3	2500	17	87	53	2,95	3,07	500,62	100
LO4P4	3000	10	91	55	3,85	4,00	582,09	104
LO5P1	300	7	71	32	2,95	3,07	52,24	62
LO5P2	1900	10	106	60	3,35	3,48	435,32	71
LO5P3	2400	13	96	45	2,90	3,02	296,02	63
NS1P1	500	8	120	66	2,40	2,50	309,08	82
NS1P2	1500	7	112	57	3,95	4,11	157,34	76
NS1P3	2000	18	112	40	3,40	3,54	134,95	87
NS1P4	2500	7	114	56	2,75	2,86	410,45	61
NS1P5	4000	14	94	43	3,20	3,33	55,97	81
NS2P1	700	19	70	35	2,55	2,65	205,22	96
NS2P2	1100	8	80	46	2,65	2,76	366,92	102

Parcelas	Localização na trilha	Abundância de troncos mortos no chão	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99cm	Abundância de árvores com DAP>30cm	Profundidade de folhiço	Abertura de dossel	Distância do igarapé	Altitude
NS2P3	1900	5	154	59	3,25	3,38	134,95	72
NS2P5	3300	9	123	76	3,25	3,38	124,38	52
NS2P6	3700	7	119	64	2,75	2,86	335,82	86
NS3P1	500	12	68	42	2,95	3,07	75,87	94
NS3P2	1800	3	120	66	3,55	3,69	124,38	55
NS3P3	2500	14	48	25	3,00	3,12	75,87	64
NS3P4	3000	13	68	38	3,25	4,85	416,67	84
NS3P5	3500	5	121	70	2,20	2,29	388,06	82
NS4P1	500	35	110	72	2,55	2,65	150,50	75
NS4P2	1600	7	90	50	3,35	3,48	104,48	53
NS4P3	2300	5	101	45	3,15	5,72	46,64	60
NS4P4	3400	21	110	62	3,80	3,95	584,58	103
NS4P5	4000	11	90	51	4,00	4,16	174,13	63

Capítulo 2. A influência da heterogeneidade da floresta e variáveis climáticas no comportamento reprodutivo de espécies de palmeiras na Amazônia central

Stela Raupp¹ & Renato Cintra²

1,2-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Pesquisas em Ecologia. Caixa Postal: 478, Manaus, AM, Brasil, CEP 69011-970,.

E-mails: stelaraupp@gmail.com, cintra@inpa.gov.br

RESUMO

Estudos sobre os fatores influenciando o comportamento reprodutivo são indispensáveis para a melhor compreensão dos processos de dispersão e estabelecimento de plantas. Este estudo foi realizado na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas. Informações sobre a floração e frutificação das nove espécies de palmeiras (*Attalea attaleoides*, *A. maripa*, *Euterpe precatoria*, *Geonoma aspidiifolia*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua*, *O. minor* e *Socratea exorrhiza*) foram coletadas em 40 parcelas de 50 x 50 m distribuídas em uma área de 12 Km². Nas mesmas parcelas foram registrados sete componentes de estrutura da floresta. As variáveis dependentes ocorrência, abundância e composição de espécies (vetores resultantes de análises multivariadas de ordenação do tipo escalonamento multidimensional não métrico - NMDS) de palmeiras florindo e frutificando foram relacionadas com as mudanças espaciais na heterogeneidade da floresta, utilizando modelos estatísticos múltiplos lineares. Indivíduos florindo de *Iriartella setigera* foram mais abundantes em áreas da floresta com maior profundidade de folheto. As mudanças na composição quantitativa de espécies florindo e frutificando, diminuíram de forma significativa em áreas mais altas da floresta. Os resultados sugerem que a heterogeneidade da estrutura da floresta influencia a produção de flores e frutos de palmeiras na Amazônia Central.

Palavras-chave: palmeiras, reprodução, componentes de estrutura da floresta, Amazônia.

ABSTRACT

THE INFLUENCE OF FOREST HETEROGENEITY AND CLIMATIC VARIABLES ON REPRODUCTIVE BEHAVIOR OF PALMS SPECIES IN CENTRAL AMAZONIA. Studies about the factors influencing the reproductive behavior are essential to understand the dispersion processes, establishment of seedlings and perpetuation of plant species. This study was performed at the Ducke Reserve, Manaus, Amazonas. Information on flowering and fruiting palms of nine species (*Attalea attaleoides*, *A. maripa*, *Euterpe precatoria*, *Geonoma aspidiifolia*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua*, *O. minor* and *Socratea exorrhiza*) were sampled in 40 plots of 50 x 50m, covering an area of 12 Km². In the same plots, we registered seven components of the forest structure. The dependent variables, such as occurrence, abundance and species composition (vectors resulting from the non-metric multidimensional ordination analysis – NMDS) of flowering and fruiting palms were related to changes in forest heterogeneity using multiple linear statistical models. *Iriartella setigera* flowering was more abundant in areas with deeper leaf litter. The changes in quantitative flowering and fruiting palms species composition decreased significantly in the upland areas. The results suggest that forest heterogeneity influenced flowers and fruits production in palms of the Central amazon.

Keywords: Palms, breeding, components of the forest structure, Amazônia.

INTRODUÇÃO

Estudos sobre o comportamento reprodutivo de plantas são essenciais para a melhor compreensão dos fatores que influenciam a dinâmica de populações e comunidades vegetais, pois os períodos de floração e frutificação são importantes na dispersão e estabelecimento de plântulas e perpetuação da espécie (Gómez 1993, Svenning 2001a). A dinâmica reprodutiva de plantas em regiões tropicais difere das regiões temperadas, principalmente pela alta diversidade florística e quantidade de agentes polinizadores (Boulter *et al.* 2006). A grande variedade e diversidade de recursos nas florestas tropicais contribuem para a variação no comportamento reprodutivo das plantas (Heideman 1989).

A época de floração e frutificação de plantas tropicais é controlada por diversos fatores, incluindo temperatura, luminosidade, precipitação e umidade (Van Schaik *et al.* 1993). O período de floração influencia no processo reprodutivo das plantas e conseqüentemente no desenvolvimento das sementes e germinação (De Steven *et al.* 1987, Schupp 1990, Spironello 1991). O conhecimento sobre o padrão reprodutivo é a base para a compreensão dos processos biológicos das plantas e de outros organismos que interagem com elas, por exemplo, o período de produção de folhas, flores e frutos, podem regular a atividade de herbívoros, polinizadores e frugívoros (Justiniano & Fredericksen 2000).

A reprodução de plantas é regulada por fatores seletivos de origem biótica e abiótica (Parra-Tabla & Vargas 2007). Em comunidades de espécies arbóreas de floresta tropical a maioria dos fatores é de origem abiótica, especialmente irradiação solar e estresse hídrico (Wright & Van Schaik 1994, Wright & Cornejo 1990).

Florestas tropicais, por apresentarem uma variação vertical ao longo dos estratos vegetais, podem apresentar uma elevada complexidade ambiental (Lewinsohn *et al.*, 2005). Várias características bióticas e abióticas da porção superior do dossel de florestas tropicais são diferentes daquelas do sub-bosque da floresta. A disponibilidade de luz, os níveis de raios ultravioleta, flutuações da umidade relativa do ar e da temperatura e velocidade do vento são notavelmente maiores no dossel do que no sub-bosque (Basset *et al.* 2003). Espécies de dossel geralmente apresentam sistemas radiciais mais profundos e estão sujeitas a uma maior insolação do que espécies de sub-

bosque, por captar mais luminosidade e água do solo, apresentam densidade de área foliar, abundância de folhas jovens, flores e sementes geralmente maiores do que as espécies de sub-bosque (Opler *et al.* 1980, Basset *et al.* 2003, Marques & Oliveira 2004).

Estudos com reprodução de uma determinada espécie, que permitem detectar comportamentos característicos para alguns táxons representativos das florestas tropicais úmidas, ainda são escassos. A análise do comportamento reprodutivo de palmeiras na Floresta Tropical é especialmente importante uma vez que as populações naturais, por produzirem frutos o ano inteiro, são consideradas espécie-chaves para vertebrados frugívoros, principalmente nos períodos de seca, quando ocorre escassez de alimentos (Terborgh 1985, Henderson & Scariot 1993).

Em florestas tropicais, o comportamento reprodutivo de comunidades de árvores e palmeiras parece ter um padrão fenológico relativamente constante, com a produção de flores geralmente ocorrendo no período da seca e de frutos no período das chuvas (Alencar 1986, Ibarra-Manríquez 1992). Embora a maioria das espécies apresente este padrão de frutificação na estação chuvosa, na Amazônia Central espécies arbóreas podem apresentar frutificação anual, bianual e outras de modo irregular (Magalhães & Alencar 1979, Alencar 1994, Falcão *et al.* 2001, Pinto *et al.* 2008).

O padrão de frutificação pode estar relacionado com a disponibilidade de água para a produção do fruto e com agentes dispersores. Na estação chuvosa predominam espécies que produzem frutos maiores, mais carnosos e dispersos por animais e na estação seca espécies que produzem frutos secos e dispersos pelo vento (Araújo 1970, Alencar *et al.* 1979, Justiniano & Fredericksen 2000).

Além de influências climáticas estacionais, a existência de uma grande variação espacial na heterogeneidade da estrutura de florestas tropicais também pode influenciar a produção de flores e frutos. Variações na distribuição espacial dos componentes estruturais da floresta, como áreas com grandes diferenças na profundidade de folheto, na abundância de troncos mortos no chão e na abertura do dossel, podem contribuir para criar microambientes com diferenças na disponibilidade de recursos (nutrientes, luminosidade, entre outros) necessários para a produção de novos órgãos reprodutivos (Cintra & Terborgh 2000, Svenning 2001b).

Recentemente foi demonstrado que gradientes ecológicos produzidos por variações locais na topografia do terreno (altitude), na profundidade de folhiço e abertura de dossel influenciam na distribuição e abundância de palmeiras na Amazônia central (Cintra *et al.* 2005, Rodrigues 2004, Costa *et al.* 2008, Raupp & Cintra, não publicado). No entanto, informações sobre como as variações espaciais dos componentes da estrutura da floresta influenciam o comportamento reprodutivo de palmeiras ainda são raras e sem comparações para várias espécies individualmente (mas veja Lepsch-Cunha 2003). Entretanto, estudos recentes realizados com a palmeira *Oenocarpus bacaba* mostraram que a maior produção e maturação precoce de frutos e a maior produção de flores femininas ocorreram em ambientes com maior luminosidade (Da Cruz 2001, Lepsch-Cunha 2003). Na Amazônia acreana, a palmeira *Attalea phalerata* produz mais inflorescências masculinas e femininas em áreas de pastagem do que em ambientes florestais (Lima 2007).

Para ampliar os conhecimentos sobre o comportamento fenológico de espécies de palmeiras na floresta de terra firme na Amazônia Central, este estudo apresentou os seguintes objetivos: 1) Verificar a influência da variação espacial em componentes da estrutura da floresta (abertura de dossel, troncos mortos no chão, abundância de árvores, profundidade de folhiço) e da paisagem (altitude e presença de ambientes aquáticos como igarapés) no comportamento reprodutivo de nove espécies de palmeiras de dossel e sub-bosque na floresta de terra firme, 2) Verificar a influência das variações de precipitação e temperatura no comportamento reprodutivo de nove espécies de palmeiras de dossel e sub-bosque na floresta de terra firme.

As hipóteses testadas neste estudo são: 1) A heterogeneidade das florestas tropicais, produzida pela variação espacial em seus componentes de estrutura, influencia na distribuição e abundância de espécies de palmeiras florindo e frutificando no dossel e sub-bosque (Svenning, 2001b), 2) Em floresta tropical úmida, com precipitação bem distribuída ao longo do ano, as espécies apresentarão pouca sazonalidade na ocorrência das fenofases (Morellato *et al.* 1989, Borchert 1998).

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) (02°55'S, 59°59'W), cuja área é quase totalmente coberta por floresta de terra firme, não sazonal e não inundada pela cheia dos rios (Ribeiro *et al.* 1999). A vegetação predominante é tropical ombrófila densa da Amazônia, caracterizada por apresentar aspecto sempre verde e grande número de espécies arbóreas, distribuídas em dois estratos bem distintos, dossel e sub-bosque (Veloso *et al.* 1991, Ribeiro *et al.* 2007).

A Floresta de terra firme na Amazônia central cobre um relevo constituído por diferentes níveis topográficos denominados platô, vertente e baixio, caracterizados por tipos de solo, declividades e dinâmicas hídricas distintas (Alencar 1986). Os platôs são áreas mais elevadas, planas e de solos argilosos; baixios são os vales na floresta, associados as áreas de solos arenosos, alagadas e com riachos (igarapés). As áreas intermediárias, com inclinação no terreno, correspondem a um ambiente fisionomicamente mais semelhante ao platô nas partes mais altas onde o solo é argiloso e ao baixio nas partes mais baixas, onde o solo é areno-argiloso (Goulding *et al.* 1988).

Existe na RFAD um divisor de águas (um platô atravessando o centro da reserva no sentido norte-sul) que separa as duas bacias hidrográficas. A leste, a bacia é formada pelas microbacias dos igarapés Tinga, Uberê e Ipiranga que drenam suas águas para o rio Amazonas (água barrenta); enquanto que para o oeste, os igarapés Barro Branco, Acará e Bolívia drenam para o rio Negro (água preta). Estudos anteriores mostram que existem espécies restritas a uma ou outra drenagem (Oliveira *et al.* 2008).

A RFAD tem um sistema de trilhas cobrindo uma área de 64 km², no qual nove trilhas tem 8 km de extensão no sentido norte-sul e nove de 8 Km no sentido leste-oeste, em cada um dos sentidos as trilhas são paralelas, com 1Km de distância entre elas. Para separar, a priori, o efeito que diferentes microbacias hidrográficas possam potencialmente produzir na distribuição e abundância das palmeiras, considerou-se somente parte do sistema de trilhas cobrindo uma área de 12 km²(Figura 1). Portanto, para realizar o estudo em pequena escala espacial, só foi considerada uma das quatro microbacias de drenagem, a do igarapé Acará, localizada a noroeste da reserva.

A precipitação local variou durante o período de estudo (agosto de 2007 a outubro de 2008), com picos nos meses de janeiro a junho (210- 447mm) e menor precipitação acumulada nos meses de julho a dezembro (55- 100mm) (dados da Estação Climatológica da Reserva Florestal Adolpho Ducke, fornecidos pela Coordenação de Pesquisas em Clima e Recursos Hídricos do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia).

COLETA DE DADOS

A coleta de dados foi realizada em 40 parcelas de 50 x 50 m a cada dois meses, no período de agosto de 2007 a outubro de 2008. Cada parcela foi considerada uma unidade amostral.

Adultos de nove espécies de palmeiras foram incluídos neste estudo, sendo quatro de sub-bosque, *Attalea attaleoides* (Barb. Rodr.) W. Boer, *A. microcarpa* Mart., *Geonoma aspidiifolia* Spruce, *Oenocarpus minor* Mart. e cinco de dossel, *Euterpe precatoria* Mart., *Iriartella setigera* (Mart.) H. Wendl., *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. bataua* Mart., *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. Foram consideradas de dossel as palmeiras com mais de 8 m de altura, sendo as demais de sub-bosque (Costa *et al.* 2008). As espécies foram escolhidas considerando a facilidade na identificação, a ampla ocorrência na área de estudo e a importância pelo uso na alimentação, tanto pela fauna silvestre quanto por populações humanas tradicionais e urbanas.

Os indivíduos foram marcados com placas de alumínio numeradas e com fitas plásticas alaranjadas, para facilitar a localização. As observações das palmeiras foram realizadas a cada dois meses, às vezes com o auxílio de um binóculo (Bushnell 10 x 50). Foram observados 1020 indivíduos adultos distribuídos nas seguintes espécies: *Attalea attaleoides* (250), *A. microcarpa* (181), *Euterpe precatoria* (21), *Geonoma aspidiifolia* (282), *Iriartella setigera* (11), *Oenocarpus bacaba* (43), *O. bataua* (45), *O. minor* (70) e *Socratea exorrhiza* (17). As seguintes fenofases foram utilizadas (modificadas de Alencar *et al.* 1979): 1) palmeira sem cacho, 2) palmeira com flores (bainha fechada, botão floral e flores em antese); 3) palmeira com frutos (verdes e maduros). Para as observações fenológicas, foram monitorados todos os indivíduos adultos das espécies selecionadas em cada uma das 40 parcelas. Somente foi considerado indivíduo adulto

aquele com sinais evidentes de reprodução, presença de flores e frutos e mesmo com restos de inflorescências ou marcas de cicatriz de cacho no estipe.

REGISTROS DE COMPONENTES DA ESTRUTURA DA FLORESTA

Os componentes de estrutura da floresta (abertura de dossel, profundidade de folhiço, troncos mortos caídos no chão e a abundância de árvores de outras espécies) e da paisagem (altitude, distância do igarapé) foram registrados nas mesmas 40 parcelas de 50 x 50m, utilizadas para o estudo do comportamento reprodutivo das espécies de palmeiras.

A abertura do dossel da floresta foi quantificada utilizando um densiômetro esférico côncavo (Modelo C-Robert E. Lemonn, Forest Densiometers, 5733 SE, OK, USA). Em cada parcela foram realizados, com o equipamento na horizontal, quatro registros (norte, sul, leste e oeste), em cada um dos cinco pontos, um no centro e quatro a 5m na diagonal interna de cada vértice das parcelas. Cada registro foi multiplicado por 1,4 para correção, como recomendado no manual do equipamento. A proporção de abertura de dossel em cada parcela nas análises estatísticas foi representada pela média dos vinte registros (quatro registros para cada um dos cinco pontos). Esperamos que a abertura de dossel, por estar relacionada com a luminosidade, influencie principalmente a abundância de indivíduos com flores e frutos de espécies de sub-bosque.

A profundidade do folhiço foi registrada com o auxílio de uma vareta pontiaguda de madeira com aproximadamente 30cm de comprimento. O número de folhas atravessadas pela vareta correspondeu à profundidade de folhiço. Os registros foram feitos a cada 2m em duas subparcelas de 50 X 2m, distantes 20m entre si, e localizadas em cada uma das 40 parcelas de 50 x 50m demarcadas para o levantamento do comportamento reprodutivo. Para as análises estatísticas foi usada a média dos 50 registros de profundidade de folhiço das duas subparcelas de 50 x 2m, de cada uma das 40 parcelas. Visto que o folhiço está relacionado com a quantidade de nutrientes (Luizão 1989), esperamos que ocorra a maior ocorrência e abundância de palmeiras com atividades reprodutivas em ambientes com maior profundidade de folhiço.

Dentro das parcelas foram contados, por observação direta, todos os troncos mortos caídos no chão da floresta, com comprimento mínimo de 1m e diâmetro \geq 30cm.

Estas dimensões foram consideradas porque a presença de troncos maiores no chão provavelmente dificulta o estabelecimento de espécies novas, reduzindo a competição por espaço, aumentando a luminosidade e conseqüentemente aumentando o número de indivíduos florindo e frutificando próximo a estes locais. Para as análises estatísticas o número total de troncos caídos no chão por parcela foi usado como abundância.

Em cada parcela foram amostradas todas as árvores de outras espécies (não palmeiras) com DAP de 10 a 29,99cm e ≥ 30 cm, para separar os efeitos de árvores de diferentes portes no comportamento reprodutivo das espécies de palmeiras de dossel e sub-bosque. Provavelmente as árvores maiores competem por mais espaço com as palmeiras de dossel, enquanto que as árvores menores competem por nutrientes e luminosidade com as palmeiras de sub-bosque. O número total de árvores registradas para cada parcela foi usado como abundância nas análises estatísticas.

Os dados de altitude, disponibilizados pelo Projeto Integrado de Pesquisas da Reserva Ducke (PELD - CNPq), foram registrados a cada 100m ao longo das 18 trilhas de 8Km, por uma equipe de topógrafos, usando teodolito e bússola. Para análises estatísticas foram utilizados os valores registrados para a cota altimétrica da trilha no ponto de localização de cada parcela. Na Amazônia central as propriedades do solo coincidem com a altitude, nos platôs os solos são argilosos (latossolo amarelo-álico) e mais ricos em nutrientes do que nos baixios, onde os solos são arenosos (podzóis e areias quartzosas) (Ribeiro *et al.* 1999). Queremos verificar se as características do solo influenciam o número de indivíduos florindo e frutificando das espécies de palmeiras adaptadas nestes ambientes.

A distância do início de cada parcela ao igarapé mais próximo foi medida com auxílio de ferramenta de Sistema de Informações Geográficas (Global Mapper v.6), a partir de arquivos vetoriais das parcelas permanentes do PPBio e da rede de drenagem digitalizada da Reserva Ducke (disponibilizado pelo SIGLAB-INPA-laboratório de sistemas em informações geográficas). A proximidade de ambientes aquáticos, por ter maior disponibilidade de água e por mais tempo (mesmo na seca), pode aumentar o número de espécies florindo e frutificando nestas áreas (Wright, 2002).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Análise de correlação de Pearson foi realizada com todas as variáveis independentes para verificar quais estariam correlacionadas significativamente. A matriz de probabilidade de Bonferoni foi usada para avaliar o nível de significância das correlações.

Modelos estatísticos de análise de regressão múltipla linear foram usados para verificar a influência da heterogeneidade da floresta (componentes da estrutura da floresta e da paisagem, como a altitude e a proximidade de igarapés) sobre a variação na abundância e em mudanças na composição das espécies de palmeiras florindo e frutificando (variáveis dependentes). As análises foram realizadas separadamente, uma para a fase florindo e outra para frutificando. Para minimizar potenciais problemas com heteroscedasticidade apenas as espécies que ocorreram em pelo menos 25% das parcelas foram consideradas, evitando assim matriz com muitos zeros. Para estas análises foi considerado para cada espécie o período correspondente ao pico de floração e frutificação.

Após verificadas as significâncias das correlações entre variáveis independentes, os modelos foram os seguintes:

1) MODELO 1: abundância de palmeiras florindo = constante + abundância de árvores (não palmeiras) com $DAP \geq 30\text{cm}$ + abundância de troncos mortos + abertura de dossel + altitude

2) MODELO 2: abundância de palmeiras florindo = constante + abundância de árvores (não palmeiras) com DAP entre 10 e 29,99cm + profundidade de folhigo + distância do igarapé.

3)MODELO 1: riqueza de palmeiras florindo= constante + abundância de árvores (não palmeiras) com $DAP \geq 30\text{cm}$ + abundância de troncos mortos + abertura de dossel + altitude

4)MODELO2: riqueza de palmeiras florindo= constante + abundância de árvores (não palmeiras) com DAP entre 10 e 29,99cm + profundidade de folhigo + distância do igarapé.

Os mesmos quatro modelos foram usados para a abundância e riqueza das espécies de palmeiras frutificando.

Análises de Regressão Múltipla também foram realizadas para relacionar a abundância e mudanças na composição (vetores resultantes de NMDS, veja abaixo) das nove espécies de palmeiras florindo e frutificando com as variações na heterogeneidade da floresta.

Para verificar problemas potenciais das análises de resíduo, usamos o método gráfico “partial residual plot”, utilizando o programa R 2.8.1 (R Development Core Team, 2008). Com o mesmo programa verificamos possíveis relações lineares entre as variáveis preditivas estimando o nível de multicolinearidade usando o fator de inflação da variância (Fox 2002).

Para reduzir a multidimensionalidade dos dados de composição qualitativa de espécies florindo e frutificando, foram realizadas análises multivariadas de ordenação do tipo escalonamento multidimensional não métrico (NMDS), utilizando o programa PC-ORD (McCune & Mefford 1999). A partir das matrizes brutas dos dados (9 espécies de palmeiras/ 40 parcelas) as matrizes de dissimilaridade foram construídas usando o índice de Bray Curtis, sobre as quais as ordenações (NMDS) foram feitas. Para esta análise foram utilizadas as seguintes quatro matrizes: 1) uma matriz qualitativa (presença/ausência) de espécies, com a soma do número total de espécies de palmeira florindo por parcela; 2) uma matriz quantitativa de abundância, com a soma do número total de indivíduos de cada espécie de palmeira florindo por parcela; 3) uma matriz qualitativa de espécies, com a soma do número total de espécies de palmeira frutificando por parcela; 2) uma de abundância, com a soma do número total de indivíduos de cada espécie de palmeira frutificando por parcela. Os eixos (NMDS) resultantes da análise de ordenação (aqui usados para representar a composição das espécies) foram usados como variáveis dependentes em modelos estatísticos de regressão múltipla para avaliar mudanças na composição de espécies de palmeiras florindo e frutificando em relação às mudanças nas condições topográficas da paisagem (altitude e distância do igarapé) e variação na heterogeneidade da floresta (componentes da estrutura da floresta).

O número de eixos (NMDS) usados dependeu de quantos deles explicaram pelo menos 70% das variações nos dados nas matrizes originais de dados brutos. Este tipo de análise tem sido recomendado para estudos ecológicos (Minchin 1987, Macnally 1994) e é frequentemente usada em estudos realizados em florestas tropicais, não só com

plantas, mas também com animais (Lima *et al.* 2002, Cintra *et al.* 2005, Costa *et al.* 2008). As análises de regressão foram realizadas no programa Systat 12.0 (Wilkinson 1998).

Para verificar a existência de autocorrelação espacial entre os componentes de estrutura da floresta (matriz com os valores dos componentes de estrutura da floresta para cada parcela) e a distância geográfica das parcelas na Reserva Ducke (matriz com as coordenadas geográficas das 40 parcelas, usando dados métricos de latitude e longitude em UTM). Foram realizados testes de Mantel separadamente para cada componente da estrutura da floresta, utilizando o programa PC-ORD (McCune e Mefford 1999). O método utilizado no teste foi o de aproximação assintótica. A medida de distância, usando o índice de Bray-Curtis, foi calculada para a matriz com os dados dos componentes da estrutura da floresta e a medida de distância Euclideana para a segunda matriz com os dados das coordenadas geográficas. A distribuição *t* com infinitos níveis de graus de liberdade usando aproximação assintótica de Mantel testou a associação entre as duas matrizes (McCune e Mefford 1999).

Análise de Correlação de Spearman foi utilizada para verificar a influência da variação na precipitação e temperatura média do mês correspondente ao pico de floração e frutificação na abundância de indivíduos florindo e frutificando para cada uma das nove espécies de palmeiras estudadas utilizando o programa BioEstat, versão 2.0 (Ayres *et al.* 2000).

RESULTADOS

CORRELAÇÃO ENTRE OS COMPONENTES DE ESTRUTURA DA FLORESTA

A matriz de correlação de Pearson mostrou que houve correlação significativa entre a abundância de árvores (não palmeiras) com $DAP \geq 10$ cm e árvores (não palmeiras) com $DAP \geq 30$ cm e entre profundidade de folhiço e abertura de dossel (Tabela 1). Nestes casos uma das variáveis correlacionadas foi usada em modelos separados.

ANÁLISE DE AUTOCORRELAÇÃO ESPACIAL DO GRUPO DE ESPÉCIES DE PALMEIRAS ENTRE AS ÁREAS NA FLORESTA

A correlação entre as distâncias dos componentes da estrutura da floresta e da paisagem e a distância geográfica entre as parcelas não foram significantes, indicando que a autocorrelação foi baixa, ou que os componentes não estavam agrupados devido à proximidade espacial (Tabela 2).

PADRÃO DE FLORAÇÃO E FRUTIFICAÇÃO DAS NOVE ESPÉCIES DE PALMEIRAS

Todas as espécies apresentaram indivíduos sem atividade reprodutiva (sem cacho) durante todo o ano, sendo que *Attalea attaleoides*, *Oenocarpus bacaba* e *Socratea exorrhiza* apresentaram mais de 80% do total dos indivíduos sem cachos no período de fevereiro a junho de 2008 (Figura 2).

Todas as espécies de palmeiras produziram flores ao longo do ano, o pico de floração foi no mês de outubro, com exceção de *Oenocarpus bataua* que teve mais indivíduos florindo no mês de agosto (Figura 2). A maioria das espécies floresceu nos períodos de temperatura mais elevada, com até 59% do total de indivíduos das nove espécies de palmeiras florindo (Figura 3).

Indivíduos de todas as espécies produziram frutos durante todo o ano. Quase metade das espécies (*Attalea attaleoides*, *Euterpe precatoria*, *Iriartella setigera*, *Oenocarpus bataua* e *O. minor*) mostrou pico de frutificação em dezembro de 2007, no início do período chuvoso, e mantiveram até o mês de junho de 2008, sendo que espécies de *Oenocarpus* apresentaram proporções mais baixas de indivíduos frutificando (Figura 2). O número total de indivíduos frutificando foi constante ao longo do ano, com um pequeno aumento no período de maior precipitação, não variando com relação à temperatura (Figura 3).

RELAÇÃO ENTRE A VARIAÇÃO ESPACIAL DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL DA FLORESTA E A ABUNDÂNCIA DE PALMEIRAS FLORINDO E FRUTIFICANDO

As variações espaciais na abundância de algumas espécies florindo foram concomitantes com as variações espaciais nos componentes de estrutura da floresta e da paisagem. Indivíduos de *Attalea attaleoides* florindo foram encontrados em maior abundância em áreas mais altas e com maior abundância de troncos mortos no chão (Tabela 3), e de *Iriartella setigera* florindo foram mais abundantes em áreas com maior profundidade de folhiço na floresta (Tabela 4). A abundância das outras espécies não apresentou relação significativa com os componentes de estrutura da floresta e da paisagem (Tabelas 3 e 4).

A composição quantitativa de espécies de palmeiras florindo e frutificando variou com a altitude (Tabela 5, Figura 4). A composição quantitativa de espécies de palmeiras frutificando variou também com relação à proximidade de igarapés (Tabela 6, Figura 4).

As variações nos demais componentes da estrutura da floresta e da paisagem não tiveram relação significativa com a composição quantitativa e qualitativa de espécies de palmeiras florindo e frutificando (Tabelas 5 e 6).

RELAÇÃO ENTRE PRECIPITAÇÃO E TEMPERATURA COM A ABUNDÂNCIA DAS DIFERENTES FENOFASES DAS PALMEIRAS

Maiores abundâncias de *Attalea attaleoides* e *Oenocarpus minor* florindo foram encontradas nos meses de temperatura mais elevada (Tabela 7). As demais espécies estudadas não apresentaram relação entre a produção de flores e frutos com a variação na precipitação e temperatura no período de estudo (Tabela 7).

DISCUSSÃO

Nas florestas tropicais úmidas, com precipitação durante a maior parte do ano, a disponibilidade de água não chega a ser um fator limitante, estando a maior produção de flores relacionada com a maior luminosidade nos períodos de menor precipitação e temperatura mais elevada (Wright & Van Schaik 1994). A floração de *Attalea*

attaleoides e *Oenocarpus minor* apresentou uma correlação significativa com a temperatura, florindo nos períodos mais quentes, quando ocorre maior luminosidade. Trabalhos realizados em florestas tropicais revelam que a indução do brotamento está relacionada com o aumento na energia acumulada pela planta devido ao aumento no fotoperíodo e na temperatura (Medway 1972, Morellato *et al.* 1989, Haugaasen & Peres 2005). Provavelmente a maior luminosidade nos períodos de temperatura mais elevada seja mais importante na produção de flores para espécies de pequeno porte, que ocorrem em ambientes mais sombreados, como *Attalea attaleoides* e *Oenocarpus minor* do que para espécies de dossel que recebem maior intensidade luminosa por estarem localizadas nos estratos superiores da floresta. O pico de produção de flores das nove espécies de palmeiras nos meses de menor precipitação também pode estar relacionado com a maior atividade de insetos polinizadores nos períodos mais secos, favorecendo o sucesso reprodutivo das espécies que florescem nesta época (Van Schaik *et al.* 1993). Podemos observar que as inflorescências de *Attalea microcarpa* produzidas nos períodos de maior precipitação estavam inviáveis devido à ação de fungos. Provavelmente para espécies de sub-bosque, a produção de flores nos períodos mais chuvosos, onde ocorre menor insolação, favoreça a ação de fungos, diminuindo o sucesso reprodutivo das espécies.

Todas as espécies apresentaram produção de frutos durante todo o ano, sendo que a maioria frutificou no início do período chuvoso. A produção de frutos em árvores nas florestas tropicais também pode apresentar uma relação direta com o aumento na precipitação (Smythe 1970, Alencar 1994, Ruiz & Alencar 2004). Em períodos de maior precipitação, a alta umidade e elevadas temperaturas, aumentam a decomposição da liteira, aumentando a quantidade de nutrientes disponíveis para a sobrevivência das plântulas germinadas das sementes dispersas neste período (Smythe 1970). A sincronização da produção de frutos no período de maior precipitação provavelmente ocorra como uma estratégia adaptativa para minimizar a mortalidade das sementes na estação seca (Van Schaik *et al.* 1993). *Attalea attaleoides*, *A. microcarpa* e *Oenocarpus minor* diminuíram a produção de frutos nos períodos de menor precipitação. Plantas submetidas a longos períodos sem água diminuem o crescimento e expansão das células e em casos mais críticos, são incapazes de produzir novos órgãos (Hsiao *et al.* 1976).

A limitação por água parece não ser o único fator influenciando a produção de frutos, sendo que a irradiação solar e disponibilidade de nutrientes também podem ser importantes para o comportamento reprodutivo das espécies tropicais (Yavitt & Wright 2008). As palmeiras são consideradas espécies-chaves por produzirem frutos durante todo o ano, principalmente em períodos críticos de maior escassez, quando apenas 1% da comunidade arbórea produz frutos (Terborgh 1985). A frutificação, ocorrendo durante o ano todo sugere que ambientes com pouca sazonalidade climática, como a floresta de terra firme, propiciam condições pouco restritivas para o desenvolvimento e amadurecimento dos frutos durante o ano todo (Talora & Morellato 2000).

Além de fatores climáticos, a heterogeneidade da floresta pode influenciar na dinâmica fenológica das espécies nas florestas tropicais. A quantidade de luz incidente no sub-bosque de florestas tropicais chuvosas é tipicamente baixa e a variação na disponibilidade de luz tem influenciado a reprodução de palmeiras de sub-bosque (Chazdon & Fetcher 1984) e outras plantas em florestas tropicais e temperadas (Clark & Clark 1987, Lepsch-Cunha & Mori 1999). Estudo com *Geonoma* mostrou que o número e o tamanho de inflorescências produzidas aumentaram com o aumento na iluminação no sub-bosque (Svenning 2002). Mais indivíduos de *Attalea attaleoides* florindo foram encontrados em áreas com maior abundância de troncos mortos no chão provavelmente pela menor competição por nutrientes e luz nestas áreas, onde os troncos funcionam como uma barreira diminuindo a intensidade luminosa e o espaço para a germinação das espécies nestas áreas.

Dentre os componentes de estrutura da floresta estudados, o folhiço apresenta um papel fundamental na circulação de nutrientes e na transferência de energia entre as plantas e o solo, principalmente em solos pobres em nutrientes como os encontrados na floresta de terra firme (Luizão & Schubart 1986, Luizão 1989). Os indivíduos florindo de *Iriartella setigera* foram mais abundantes em áreas da floresta com maior profundidade de folhiço. Estes locais por terem mais biomassa em decomposição (pelo menos de folhas) poderiam estar favorecendo o aumento na quantidade de nutrientes utilizados para a produção de energia para a formação das flores (Ochieng & Erftemeijer 2002). Outro fator que pode estar favorecendo o número de indivíduos florindo é o aumento da luminosidade pela queda das folhas das árvores, que causaram um aumento na profundidade de folhiço.

O fato de mudanças na composição quantitativa de espécies florindo e frutificando variar com a altitude está relacionado com os padrões de distribuição individual das espécies, que são influenciados pelas diferenças de tipos de solo e estrutura da floresta (Raupp e Cintra, não publicado). Nas áreas mais altas (platô) o solo é argiloso e o dossel da floresta é mais fechado variando entre 35-40 m e com muitas árvores emergentes de dossel; nas florestas de baixo o solo é arenoso e o dossel varia entre 20-35 m, com poucas árvores emergentes de dossel e muitas espécies com raízes superficiais, escoras e adventícias (Ribeiro *et al.* 1999). Como as espécies de palmeiras têm tolerâncias diferentes estão sujeitas as diferenças de luminosidade e nutrientes relacionados com a altitude, sendo esperado um padrão de floração característico de cada espécie, resultando na variação na composição de espécies florindo.

A variação na composição quantitativa de espécies frutificando com relação à distância do igarapé deve-se a mudanças na disponibilidade de água e exigências individuais de cada espécie a ambientes alagados, resultando em padrões de distribuição distintos (Raupp & Cintra, no prelo).

Este estudo mostra que a variação espacial em alguns componentes estruturais da floresta (profundidade de folhicho e abundância de troncos mortos no chão) e da paisagem (altitude e distância de igarapé) influenciou o número de indivíduos florindo e frutificando de palmeiras. Notamos a importância da melhor compreensão sobre a distribuição natural das espécies de palmeiras em trabalhos futuros com manejo buscando otimizar a produção de frutos, levando em conta as tolerâncias específicas de cada espécie relacionadas com a heterogeneidade da floresta.

As nove espécies de palmeiras floriram e frutificaram durante todo o ano, com maior número de indivíduos florindo nos meses de temperatura mais quente e mais indivíduos frutificando nos períodos de maior precipitação. Os períodos de temperaturas mais altas foram mais importantes para a produção de flores em espécies de sub-bosque, que apresentam maior eficiência energética nos períodos de maior insolação, com maior transferência da energia acumulada para o crescimento de órgãos.

Fatores bióticos, por exemplo, interações com outros táxon e atividade de agentes polinizadores, também podem estar influenciando na época de maior produção de flores das palmeiras estudadas. Consideramos a importância de trabalhos futuros com reprodução, abordando as diferenças na ação de polinizadores de palmeiras de

dossel e sub-bosque com relação às variações de temperatura e precipitação em florestas de terra firme.

AGRADECIMENTOS: Este estudo contou com o apoio do Instituto Internacional de Educação do Brasil (IIEB), através do programa de auxílio a projeto de pesquisa BECA e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM). Aos assistentes de campo, Aires da Silva Lopes, Josias Pereira Barbosa e Ocírio Pereira sem os quais não seria possível a realização deste trabalho.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Matriz de Correlação de Pearson para os componentes de estrutura da floresta e paisagem, abundância de troncos caídos (TRONCOS), abundância de árvores com DAP entre 10 e 30cm(DAP 10), abundância de árvores com DAP \geq 30cm (DAP 30), profundidade de folhiço (FOLHIÇO), proporção de abertura de dossel (ABDOS), proximidade do igarapé (DISTIG) e altitude (ALTITUDE).

	TRONCO	DAP10	DAP30	FOLHIC	ABDOS	DISTIG	ALTITUDE
TRONCOS	1.000						
DAP10	-0.207	1.000					
DAP30	-0.146	0.859*	1.000				
FOLHICO	-0.318	0.096	0.064	1.000			
ABDOS	-0.365	0.070	0.035	0.747*	1.000		
DISTIG	0.054	0.105	0.177	0.030	-0.044	1.000	
ALTITUDE	0.290	-0.157	-0.141	-0.077	-0.163	0.536	1.000

*significância estatística de $p < 0.05$ resultante da Matriz de Probabilidade de Bonferroni

Tabela 2. Resultado do teste de randomização de Mantel para verificar auto correlação espacial dos componentes de estrutura da floresta e da paisagem em relação às distâncias geográficas nas 40 parcelas da Reserva Ducke, Amazônia Central.

Variável	Valor de Correlação (r)	Significância (p)
Comunidade de palmeiras adultas	-0,048976	0,450231
Comunidade de plântulas de palmeiras	0,063727	0,244269
Altitude	-0,001732	0,973879
Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm	-0,143420	0,013356
Abundância de árvores com DAP \geq 30 cm	-0,081095	0,158686
Abundância de troncos caídos no chão da floresta	0,000868	0,987685
Profundidade de folhiço	0,084954	0,174012
Proporção de abertura de dossel da floresta	-0,027308	0,638467
Proximidade do igarapé	-0,054387	0,343473

Tabela 3. Resultados das regressões múltiplas usadas para avaliar a influências de componentes de estrutura da floresta e da paisagem na abundância de indivíduos em floração e frutificação de palmeiras. (Modelo 1).

		Floração			Frutificação		
		R ²	t	p	R ²	t	p
<i>Attalea attaleoides</i>	Proporção de abertura de dossel	0,416	1,124	0,269	0,094	-0,829	0,413
	Abundância de troncos caídos	0,416	2,382	0,023	0,094	0,243	0,809
	Abundância de árvores com DAP _≥ 30 cm	0,416	0,365	0,718	0,094	-1,113	0,274
	Altitude	0,416	2,438	0,020	0,094	1,153	0,258
<i>Geonoma aspidiifolia</i>	Proporção de abertura de dossel	0,095	-0,401	0,691	0,085	-1,203	0,238
	Abundância de troncos caídos	0,095	0,032	0,975	0,085	-0,953	0,348
	Abundância de árvores com DAP _≥ 30 cm	0,095	-0,477	0,636	0,085	-0,518	0,608
	Altitude	0,095	1,629	0,113	0,085	0,099	0,921
<i>Iriartella setigera</i>	Proporção de abertura de dossel	0,153	0,453	0,654	0,205	-0,052	0,958
	Abundância de troncos caídos	0,153	-1,274	0,212	0,205	-1,883	0,069
	Abundância de árvores com DAP _≥ 30 cm	0,153	-0,917	0,366	0,205	0,543	0,591
	Altitude	0,153	-1,639	0,111	0,205	-1,275	0,212
<i>Oenocarpus minor</i>	Proporção de abertura de dossel	0,076	1,300	0,203	0,160	-0,355	0,725
	Abundância de troncos caídos	0,076	-0,733	0,469	0,160	1,172	0,250
	Abundância de árvores com DAP _≥ 30 cm	0,076	-0,526	0,603	0,160	-1,655	0,108
	Altitude	0,076	-0,058	0,954	0,160	-1,639	0,111

* palmeiras presentes em mais de 25% das parcelas amostradas

Tabela 4. Resultados das regressões múltiplas usadas para avaliar a influências de componentes de estrutura da floresta e da paisagem na abundância de indivíduos em floração e frutificação de palmeiras. (Modelo 2).

		Florindo			Frutificando		
		R ²	t	p	R ²	t	p
<i>Attalea attaleoides</i>	Profundidade de folhiço	0,160	-2,016	0,052	0,024	-0,046	0,963
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm	0,160	-0,578	0,567	0,024	-0,88	0,385
	Proximidade do igarapé	0,160	1,550	0,131	0,024	0,219	0,828
<i>Geonoma aspidifolia</i>	Profundidade de folhiço	0,023	-0,037	0,970	0,028	0,051	0,959
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm	0,023	-0,476	0,637	0,028	0,442	0,662
	Proximidade do igarapé	0,023	0,764	0,450	0,028	0,823	0,416
<i>Iriartella setigera</i>	Profundidade de folhiço	0,134	2,093	0,044	0,105	-0,428	0,672
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm	0,134	-1,232	0,227	0,105	1,854	0,073
	Proximidade do igarapé	0,134	-0,445	0,659	0,105	-0,676	0,504
<i>Oenocarpus minor</i> **	Profundidade de folhiço	-	-	-	0,068	-0,475	0,638
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99 cm	-	-	-	0,068	-0,091	0,928
	Proximidade do igarapé	-	-	-	0,068	-1,406	0,169

* palmeiras presentes em mais de 25% das parcelas amostradas

** a matriz de abundância de espécies florindo de *O. minor* apresentou muitos zeros e não foi possível fazer a análise de regressão.

Tabela 5 Resultado das Regressões múltiplas entre a composição qualitativa* e quantitativa** (representadas pelos eixos NMDS) do grupo das 9 espécies de palmeiras florindo e frutificando em relação aos componentes estruturais da floresta na Reserva Ducke. Modelo 1.; *(dados da matriz de riqueza de espécies /parcela); ** (dados da matriz de abundância total de palmeiras/parcela)

		Qualitativo				Quantitativo			
		Pillai-Trace	F	DF	P	Pillai-Trace	F	DF	P
Palmeiras florindo	Proporção de abertura de dossel	0,036	0,583	2, 31	0,564	0,130	1,494	3, 30	0,236
	Abundância de troncos caídos	0,063	1,048	2, 31	0,363	0,085	0,924	3, 30	0,441
	Abundância de árvores com DAP \geq 30 cm	0,005	0,082	2, 31	0,922	0,024	0,243	3, 30	0,866
	Altitude	0,040	0,652	2, 31	0,528	0,248	3,295	3, 30	0,034
Palmeiras frutificando	Proporção de abertura de dossel	0,038	0,395	3, 30	0,758	0,014	0,147	3, 30	0,931
	Abundância de troncos caídos	0,114	1,29	3, 30	0,296	0,215	2,735	3, 30	0,061
	Abundância de árvores com DAP \geq 30 cm	0,068	0,734	3, 30	0,54	0,054	0,567	3, 30	0,641
	Altitude	0,205	2,581	3, 30	0,072	0,317	4,647	3, 30	0,009

Tabela 6. Resultado das Regressões múltiplas lineares entre a composição qualitativa* e quantitativa** (representadas pelos eixos NMDS) do grupo das 9 espécies de palmeiras florindo e frutificando em relação aos componentes estruturais da floresta na Reserva Ducke. Modelo 2.; *(dados da matriz de riqueza de espécies /parcela); ** (dados da matriz de abundância total de palmeiras/parcela)

		Qualitativo				Quantitativo			
Componentes de estrutura da floresta e da paisagem		Pillai-Trace	F	DF	P	Pillai-Trace	F	DF	P
Palmeiras florindo	Profundidade de folhço	0,047	0,79	2, 32	0,462	0,140	1,681	3, 31	0,191
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99cm	0,012	0,197	2, 32	0,822	0,019	0,196	3, 31	0,898
	Proximidade do igarapé	0,028	0,467	2, 32	0,631	0,055	0,607	3, 31	0,616
Palmeiras frutificando	Profundidade de folhço	0,053	0,58	3, 31	0,633	0,035	0,378	3, 31	0,769
	Abundância de árvores com DAP entre 10 e 29,99cm	0,042	0,451	3, 31	0,718	0,012	0,127	3, 31	0,944
	Proximidade do igarapé	0,206	2,676	3, 31	0,064	0,259	3,608	3, 31	0,024

Tabela 7. Correlação de Spearman entre as espécies de palmeiras florindo e frutificando e as variações na temperatura e precipitação na Reserva Ducke.

	Temperatura				Precipitação			
	r		p		r		p	
	flores	frutos	flores	frutos	flores	frutos	flores	frutos
<i>Attalea attaleoides</i>	0,78	-0,02	0,04	0,97	-0,43	0,54	0,34	0,22
<i>Attalea microcarpa</i>	0,59	-0,13	0,16	0,79	-0,63	0,43	0,13	0,33
<i>Euterpe precatoria</i>	0,40	-0,33	0,37	0,47	-0,27	0,24	0,55	0,61
<i>Geonoma aspidiifolia</i>	0,61	-0,56	0,14	0,19	-0,29	0,34	0,54	0,45
<i>Iriartella setigera</i>	0,74	-0,46	0,06	0,30	-0,57	0,47	0,18	0,29
<i>Oenocarpus bacaba</i>	0,09	0,21	0,84	0,65	0,26	-0,13	0,58	0,79
<i>Oenocarpus bataua</i>	0,72	-0,71	0,07	0,07	-0,47	0,59	0,29	0,16
<i>Oenocarpus minor</i>	0,80	-0,59	0,03	0,16	-0,18	0,74	0,70	0,06
<i>Socratea exorrhiza</i>	0,76	0,23	0,05	0,62	-0,61	0,07	0,15	0,88

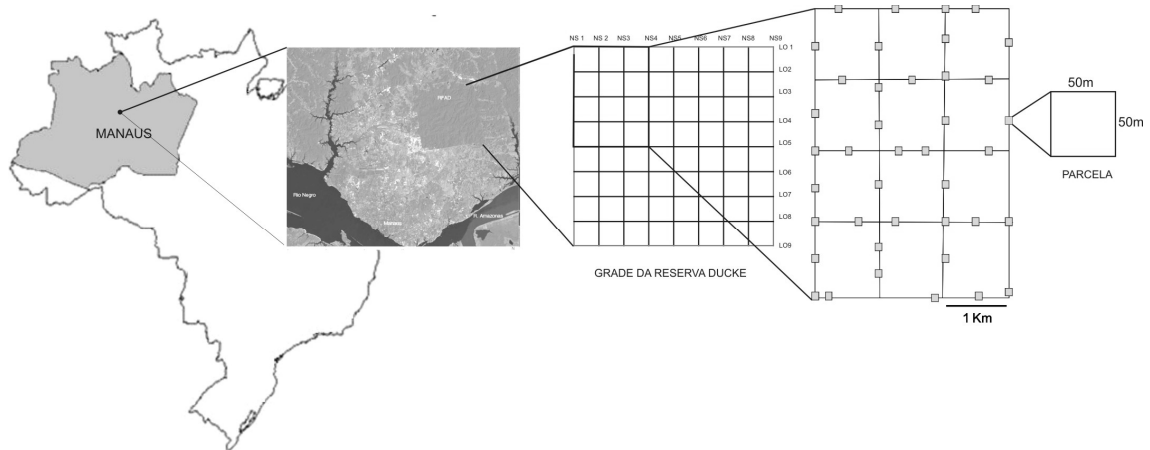
LISTA DAS FIGURAS

Figura 1. Localização das parcelas na grade da Reserva Florestal Adolpho Ducke.

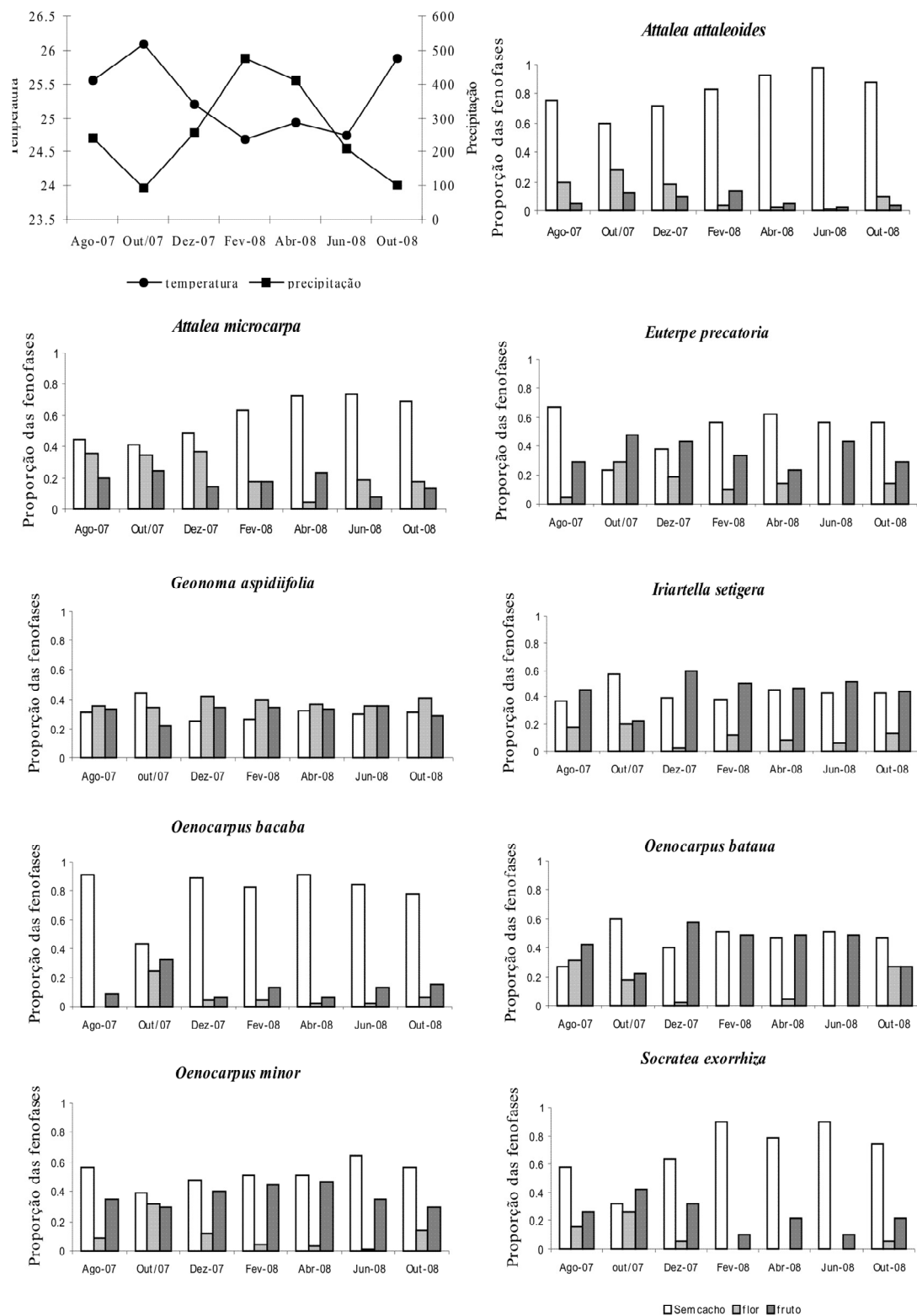


Figura 2. Proporção das fenofases durante os diferentes períodos do ano para todos os indivíduos das nove espécies de palmeiras, em floresta de terra firme na Amazônia Central.

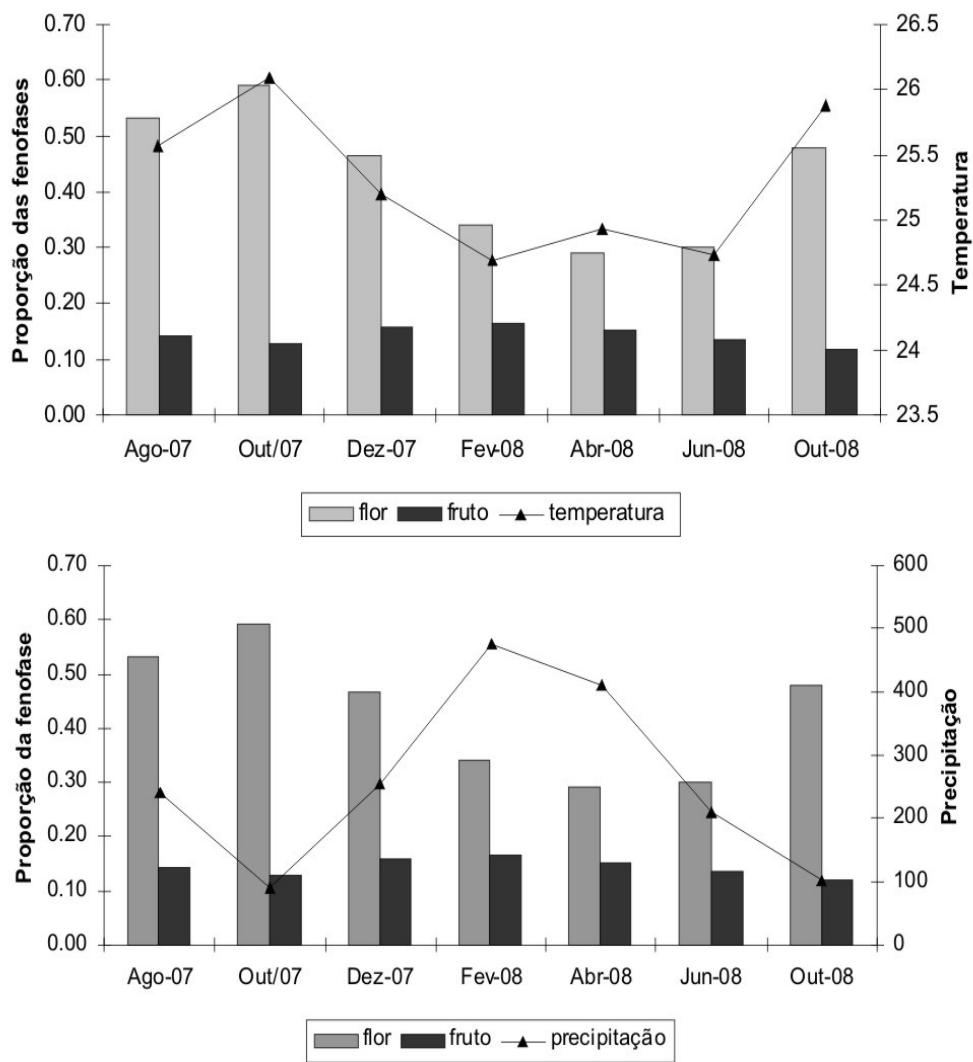


Figura 3. Proporção do número total de indivíduos das nove espécies de palmeiras florindo ou frutificando durante os diferentes períodos do ano em relação à temperatura e precipitação média mensal, em floresta de terra firme na Amazônia Central.

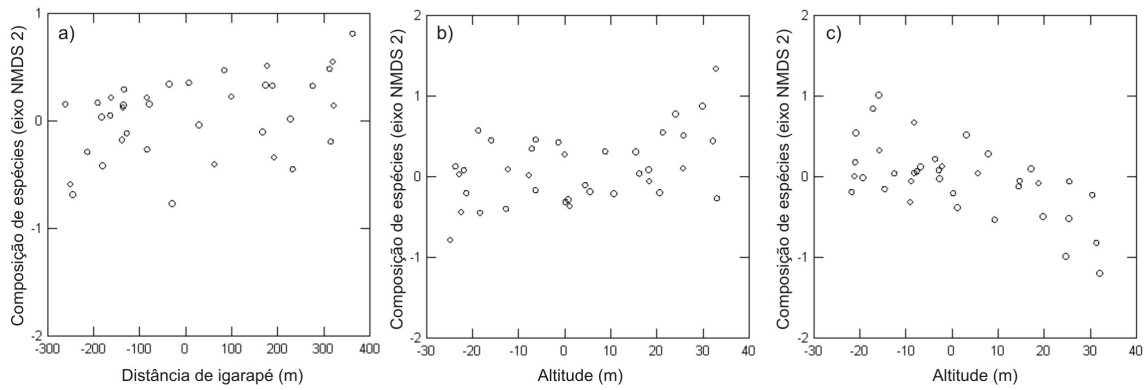


Figura 4. Parciais das regressões múltiplas mostrando a relação entre a composição quantitativa de nove espécies de palmeiras frutificando (a,b) e florindo (c) (representada pelo eixo NMDS significativo) e a altitude do terreno e distância do igarapé mais próximo em floresta de terra firme na Amazônia Central. Os resultados correspondem aos da Tabelas 4 e 5.

CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados deste estudo indicam que a abundância e composição de espécies de plântulas e adultos de palmeiras, inclusive os reprodutivamente ativos (florindo e frutificando), em florestas de terra firme na Amazônia central, são influenciadas por variações espaciais na heterogeneidade da floresta produzidas pela variação na distribuição dos componentes da estrutura e da paisagem. Este resultado deve-se ao fato de alguns componentes da floresta, isolados ou em conjunto, proporcionar uma grande variedade de microambientes, ampliando a disponibilidade de nichos ecológicos que parecem produzir gradientes ambientais e ecológicos favoráveis para as plantas. Nesse cenário, como cada espécie de palmeira responde de maneira diferente a estas variações, existe um grande potencial para evoluir uma especialização e separação de nicho levando a coexistência das espécies, contribuindo para manter, portanto, a diversidade alfa.

Esse estudo sugere que vários componentes da estrutura da floresta (profundidade de folhiço, abertura de dossel, abundância de árvores e troncos mortos no chão) e da paisagem (altitude, proximidade de igarapé) podem potencialmente influenciar o recrutamento das espécies de palmeiras por estarem atuando direta ou indiretamente na produção de sementes e na mortalidade de plântulas, gerando padrões distintos de distribuição e abundância das palmeiras na floresta de terra firme.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alencar, J. C. 1986. *Análise de associação estrutural de uma comunidade de floresta tropical úmida onde ocorre Aniba rosaeodora Ducke (Lauraceae)*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade Federal da Amazônia, Manaus, Amazonas. 337pp.

Alencar, J. C.; Almeida, R. A.; Fernandes, N. P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 9(1): 163-198.

Alencar, J. C. 1994. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de *Sapotaceae* correlacionada a variáveis climáticas da Reserva Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazonica*, 24(3/4): 161-182.

Andreazzi, C. S., Pires, A. S.; Fernandez, F. A. S. 2009. Mamíferos e palmeiras neotropicais: interações em paisagens fragmentadas. *Oecologia Brasiliensis* 13 (4): 554-574.

Araújo, V. C. 1970. Fenologia de essências florestais amazônicas. *I Boletim do INPA*, 4: 1-25.

Ayres, M.; Ayres Jr., M.; Ayres, D. L.; Santos, A. S. 2000. *BioEstat 2.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Mamirauá, Belém, Pará, Brasil. 272 pp.

Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E.; Kitching, R. L. 2003. *Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge: University Press, Cambridge. 490pp.

Bernarcci, L. C.; Martins, F. R.; Santos, F. A. M. 2008. Estrutura de estágios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). *Acta Botanica Brasilica*. 22(1): 119-130.

Blain, D.; Kellman, M. 1991. The effect of water supply on tree seed-germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7(1):69-83.

Borchert, R. 1998. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. *Climatic Change* 39: 381-393.

Boulter, S. L.; Kitching R. L.; Howlett, B. G. 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Austrália. *Journal of Ecology*, 94: 369–382

Chazdon, R. L.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72: 553-564.

Cintra, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 4: 99-119.

Cintra, R. 1998. Sobrevivência pós-dispersão de sementes de plântulas de três espécies de palmeiras em relação a presença de componentes da complexidade estrutural da floresta Amazônica. In: Gascon, C.; Montinho, P. (Eds.). *Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo*. Ministério da Ciência e Tecnologia-Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus, Amazônia. p. 83-98.

Cintra, R.; Terborgh, J. 2000. Forest microspatial heterogeneity and seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in an Amazonian forest. *Ecotropica*, 6: 77-88.

Cintra, R.; Ximenes, A. C.; Gondim, F. R.; Kropf, M. S. 2005. Forest Spatial heterogeneity and palm richness, abundance and community composition in Terra Firme Forest, Central Amazon. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(1): 75-84.

Clark, D. B.; Clark, D. A. 1987. Population biology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica*, 19:236-244.

Clark, D. B.; Clark, D. A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 79:447-458.

Costa, F. R. C., Guillaumet, J. L., Lima, A. P.; Pereira, O. S. 2008. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20: 69-78.

Da Cruz, J. 2001. *Caracterização morfológica, fenológica e produtividade de Oenocarpus bacaba Martius (Palmae) em floresta de terra firme e pastagens na Amazônia Central*. Tese de doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade Federal da Amazônia, Manaus, Brasil. 145pp.

De Steven, D.; Windster, D. M.; Putz, F. E.; Leon, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*, 19: 342-356.

Facelli, J. M.; Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57:1-32.

Falcão, M. A.; Paraluppi, N. D., Clement, C.R., Kerr, W. E.; Silva, M. F. 2001. Fenologia e produtividade do abacate (*Persea americana* Mill.) na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 31(1): 3-9.

Fowler, N. L. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69(4): 947-961.

Fox, F. 2002. *An R and S-PLUS Companion to Applied Regression*. SAGE publications. Inc. Thousand Oaks, CA, USA. 230p.

Gatsuk, L.E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.I.; Zaugolnova, L.B.; Zhukova, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-96.

Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 1-34.

Gómez, J. M. 1993. Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Tropical Ecology*, 81: 605-613.

Goulding, M.; Carvalho, M. L.; Ferreira, E. G. 1988. *Rio Negro, rich life in poor water*. SPB Academic Publishing, Hague 1988. 200p.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52: 107-145.

Harper, J. L.; Clatworthy, J. N.; McNaughton, I. H.; Sagar, G.S. 1961. The evolution of closely related species living in the same area. *Evolution*, 15: 209-227.

Haugaasen, T.; Peres, C. A. 2005. Tree phenology in adjacent Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica*, 37: 620-630.

Heideman, P. D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology*. 77(4): 1059-1079.

Henderson, A.; Scariot, A. 1993. Flórmula da Reserva Florestal Ducke, I. Palmae (Arecaceae). *Acta Amazonica*, 23(4): 349-369.

Henderson, A.; Galeano, G.; Bernal, R. 1995. *The Palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York. 363pp.

Hsiao, T. C.; Acevedo, E., Fereres, E.; Henderson, D. W. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 273: 479-500.

Joly, C. A.; Crawford, R. M. M. 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, 33: 799-809

Jordano, P.; Galetti, M.; Pizo, M. A.; Silva, W. R. 2006. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. *In*: Rocha, C. F. D.; Bergallo, H. G.; Sluys, M.; Alves, M. A. S. (Org.). *Essências em Biologia da Conservação*. 1 ed. Rio de Janeiro: RIMA Editora, p. 411-436.

Justiciano, M. J.; Fredericksen, T. S. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, 32 (2): 276-281.

Ibarra-Manríquez, G. 1992. Fenologia de las palmas de una selva cálida húmeda de México. *Bulletin de l'Institut Français d'études Andines*, 21(2): 669: 683.

Kahn, F.; Castro, A.. 1985. The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17: 210-216.

Kiltie, R. A. 1981. Distribution of Palm Fruits on a Rain Forest Floor: Why white-lipped Peccaries Forage near Objects. *Biotropica*, 13(2): 141-145.

Lepsch-Cunha, N.; Mori, S.A. 1999. Reproductive phenology and mating potential in a low density tree population of *Couratari multiflora* (Lecythidaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 97-121.

Lepsch-Cunha, N. 2003. *Efeito da fragmentação do habitat e do desmatamento no sucesso reprodutivo de uma palmeira amazônica: Oenocarpus bacaba Martius*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil. 236pp.

Lewinsohn, T.M., Novotny, V.; Basset, Y. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*. 36: 597-620.

Lima, T. 2007. Florescimento e frutificação em duas palmeiras oleaginosas do gênero *Attalea* no estados do Acre e Rondônia, Brasil: uma fonte potencial de óleo para biodiesel. *Revista Brasileira de Agroecologia*, 2 (2): 1310-1313.

Lima Filho, D. A.; Revilla, J.; Coêlho, L. S.; Ramos, J. F.; Santos, J. L.; Oliveira, J. G. 2002. Regeneração natural de três hectares de floresta ombrófila densa de terra firme na região do rio Urucu -AM, Brasil. *Acta Amazonica*, 32(4): 555-569.

Losos, E. 1995. Habitat specificity of two palm species: experimental transplantation in Amazonian successional forests. *Ecology*, 76: 2595-2606.

Luizão, F. J. 1989. Litter Production and Mineral Element Input to the Forest Floor in a Central Amazonian Forest. *Geojournal*, 19(4): 407-417.

Luizão, F. J.; Schubart, H. O. R. 1986. Produção e decomposição de liteira em floresta de terra firme da Amazônia central. *Acta Limnoogica Brasiliensia*, 1: 575-600.

Macnally, R.C. 1994. On charactering foraging versatility, illustrated by using birds. *Oikos* 69:95-106.

Magalhães, L. M. S.; Alencar, J. C. 1979. Fenologia do pau-rosa (*Aniba duckei* Kostermans). Lauraceae, em floresta primária na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 9 (2): 227-232.

Marques, M. C. M.; Oliveira, P. E. A. M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(4): 713-723.

Matos, F. D. A.; Amaral, I. L. 1999. Análise ecológica de um hectare em floresta ombrófila densa de terra-firme, estrada da várzea, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 29:365-379.

Minchin, P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69: 89-107.

Mccune, B.; Mefford, M. J. 1999. *PC-ORD: multivariate analysis of ecological data, version 4.0*. MjM software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA. 237pp.

Medway, F. L. S. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society*, 4: 117-146.

Molofsky, J.; Augspurger, C.K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, 73:68-77.

Morellato, L. P.; Rodrigues, R. R.; Leitão-Filho, H. F.; Joly, C. A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 12(1/2): 85-98.

Ochieng, C. C.; Erftemeijer, P. L. A. 2002. Phenology, litterfall and nutrient resorption in *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh in Gazi Bay, Kenya. *Trees*, 16:167-171.

Oliveira, A. N.; Amaral, I. L. 2005. Aspectos florísticos, fitossociológicos e ecológicos de um sub-bosque de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 35 (1): 1-16.

Oliveira, A. N.; Amaral, I. L.; Ramos, M. B. P.; Nobre, A. D., Couto, L. B.; Sahdo, R. M. 2008. Composição e diversidade florístico-estrutural de um hectare de floresta densa

de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 38(4): 627-642.

Opler, P. A., Frankie, G. W.; Baker, H. G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68:167-188.

Pacheco, M. A. W. 2001. Effects of flooding and herbivores on variation in recruitment of palms between habitats. *Journal of Ecology*, 89, 358-66.

Parra-Tabla, V.; Vargas, C. F. 2007. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica*, 32: 26-35.

Piedade, M. T. F, Parolin, P; Junk, W. J. 2003. Estratégias de dispersão, produção de frutos e extrativismo da palmeira *Astrocaryum jauari* Mart. nos igapós do rio negro: implicações para a ictiofauna. *Ecologia Aplicada* 2 (1): p.32-40.

Pimentel, D. S.; Tabarelli, M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 36(1): 74–84 2004.

Pinto, A. M.; Morellato, L. P. C.; Barbosa, A. P. 2008. Fenologia reprodutiva de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 38(4): 643-650.

R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org>.

Ribeiro, M. N. G. 1976. Aspectos Climatológicos de Manaus. *Acta Amazonica*, 6(2):229-233.

Ribeiro, J. E. L. S, Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 816pp.

Ribeiro, N. V.; Ferreira, N. C. ; Teixeira, C. V. ; Pinto, W. H. A.; Oliveira, A. C. 2007. *Atlas da Varzea: Amazônia - Brasil*. v. 1. 136 pp.

Ricklefs, R. E. 1976. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist*, 3: 376-381.

Ricklefs, R.E. 2003. *A economia da natureza*. 5ª Edição. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 501pp.

Rocha, E. 2004. Potencial ecológico para o manejo de frutos de açazeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) em áreas extrativistas no Acre, Brasil. *Acta Amazonica*, 34(2): 237-250.

Rodrigues, L. F. 2004. *Influência de componentes da estrutura da floresta na ocorrência e abundância de seis espécies de palmeiras na Reserva Ducke, Amazonas, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal da Amazônia, Manaus, Brasil. 81pp.

Ruiz, R. R.; Alencar, J. C. 2004. Comportamento fenológico da palmeira patauá (*Oenocarpus bataua*) na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 34(4): 553-558.

Scariot, A. 2001. Weedy and secondary palm species in central Amazonian forest fragments. *Acta Botanica Brasilica* 15 (2): 271-280.

Schupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology*, 7(2): 504-515.

Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a tropical Forest. *The American Naturalist*, 104 (935): 25-35.

Sokal, R. R.; Rohlf, F. J. 1981. Biometry. W. H. Freeman and Company, New York. 859pp.

Souza, D. R.; Souza, A. L. 2004. Estratificação vertical em floresta ombrófila densa de terra firme não explorada, Amazônia oriental. *Revista Árvore* 28 (5): 691-698.

Spironello, W. R. 1991. Importância dos frutos de palmeiras (Palmae) na dieta de um grupo de *Cebus apella* (Cebidae, Primates) na Amazônia Central. *A Primatologia no Brasil*, 3: 285-296.

Svenning, J. C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*, 87: 55-65.

Svenning, J. C. 2001a. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology*, 17: 97-113.

Svenning, J. C. 2001b. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forests palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, 67: 1-53.

Svenning, J. C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understorey palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*, 159(2): 185-199.

Talora, D. C.; Morellato, P. C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23 (1): 13-26.

Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *American Naturalist*, 126: 760-776.

Toledo, J. J. 2009. *Influência do solo e topografia sobre a mortalidade de árvores e decomposição de madeira em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil. 85pp.

Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W.; Wright, J. S. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 353-377.

Veloso, H.P.; Angel Filho, R.; Lima, A. L. R. 1991. *Classificação da Vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro. 124pp.

Zuquim, G. 2004. Padrões de autocorrelação espacial em plantas ao longo de igarapés da Amazônia central. In: Venticinque, E.; Hopkins, M. *Curso de Campo Ecologia da Floresta Amazônica*. PDBFF-INPA, Manaus, Amazônia. <http://pdbff.inpa.gov.br/cursos/efa/livro/2004/PDFs/41_final/gabizona.pdf>. (Acesso em 15/04/2010).

Wang, Y; Augspurger, C. 2006. Comparison of seedling recruitment under arborescent palms in two Neotropical forests. *Oecologia* 147: 533-545.

Wilkinson, L. 1998. *SYSTAT, the system for statistics*. Systat, Evanston. 204pp.

Wright, S. J. 2002. Plant density in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130: 1-14.

Wright, S. J.; Cornejo, F. H. 1990. Seasonal drought and the time of flowering and leaf fall in a Neotropical forest. Pp. 49-53. *In*: Bawa, K. S.; Hadley, M. (Eds.) *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and the Biosphere Series. UNESCO, Paris, France and Parthenon, Carnforth, England. 422pp.

Wright, S. J.; Van Schaik, C. P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*, 143(1): 193-199.

Yavitt, J. B.; Wright, S. J. 2008. Seedling growth responses to water and nutrient augmentation in the understorey of a lowland moist forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 24:19–26.